



Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Universidad del Perú. Decana de América

Facultad de Ciencias Biológicas

Escuela Profesional de Ciencias Biológicas

**Caracterización morfológica y molecular de una
población de *Akodon* (Rodentia: Cricetidae) del norte
de Perú**

TESIS

Para optar el Título Profesional de Bióloga con mención en
Zoología

AUTOR

Mercedes MOLINA VERAMENDI

ASESOR

Ph. D. Víctor Raúl PACHECO TORRES

Lima, Perú

2019



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Usted puede distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir del documento original de modo no comercial, siempre y cuando se dé crédito al autor del documento y se licencien las nuevas creaciones bajo las mismas condiciones. No se permite aplicar términos legales o medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros a hacer cualquier cosa que permita esta licencia.

Referencia bibliográfica

Molina, M. (2019). *Caracterización morfológica y molecular de una población de Akodon (Rodentia: Cricetidae) del norte de Perú*. [Tesis de pregrado, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Escuela Profesional de Ciencias Biológicas]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.



UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS
(Universidad del Perú, DECANA DE AMÉRICA)

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ACTA DE SESIÓN PARA OPTAR AL TÍTULO PROFESIONAL DE
BIÓLOGA CON MENCIÓN EN ZOOLOGÍA
(MODALIDAD: SUSTENTACIÓN DE TESIS)**

Siendo las 10:55 horas del 09 de abril de 2019, en el Salón de Grados de la Facultad de Ciencias Biológicas y en presencia del jurado formado por los profesores que suscriben, se dio inicio a la sesión para optar al Título Profesional de Bióloga con mención en **Zoología** de **MERCEDES MOLINA VERAMENDI**.

Luego de dar lectura y conformidad al expediente N° **050-EPCB-2018**, la titulando expuso su tesis: **"CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA Y MOLECULAR DE UNA POBLACIÓN DE Akodon (RODENTIA: CRICETIDAE) DEL NORTE DE PERÚ"**, y el Jurado efectuó las preguntas del caso calificando la exposición con la nota 18, calificativo: Aprobado con mención honrosa.

Finalmente, el expediente será enviado a la Escuela Profesional de Ciencias Biológicas y al Consejo de Facultad para que se apruebe otorgar el Título Profesional de Bióloga con mención en **Zoología** a **MERCEDES MOLINA VERAMENDI** y se eleve lo actuado al Rectorado para conferir el respectivo título, conforme a ley.

Siendo las 11:45 horas se levantó la sesión.

Ciudad Universitaria, 09 de abril de 2019.

Dr. NIELS VALENCIA CHACON
(PRESIDENTE)

Dr. VICTOR PACHECO TORRES
(ASESOR)

Dr. CESAR AGUILAR PUNTRIANO
(MIEMBRO)

Dr. DAN VIVAS RUIZ
(MIEMBRO)

AGRADECIMIENTOS

Nada en esta vida se puede lograr absolutamente solo, yo agradezco a todas aquellas personas que se vieron involucradas directa y/o indirectamente en el desarrollo de este trabajo:

A mis padres, Fabio Maximino Molina Heredia y Asunción Veramendi Ortega, quienes, a parte de brindarme amor incondicional y apoyo sin dudar, fueron un gran modelo a seguir gracias a las cualidades que ostentan. A mis hermanos que me apoyaron a lo largo de mis años en la universidad.

Al Profesor Víctor Pacheco, quién me brindó la gran oportunidad de participar en el Departamento de Mastozoología. Gracias por sus revisiones y correcciones, por proporcionarme información relevante para las comparaciones en mi trabajo.

A mis compañeros del Departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural, Pamela Vendizú Sánchez por su colaboración, ya no solo eres una amiga, Pame, sino eres como mi hermana, Isabel Centeno Ramos y Luz Segura por su destacado y arduo trabajo en las expediciones realizadas, a Carlos Jiménez y Dennisse Ruelas Pacheco por su orientación y empuje a continuar.

A Ulises Pardiñas y Lena Geise por sus valiosos comentarios que me ayudaron a enfocarme mejor.

¡A todos, Gracias!!!

Esta tesis fue financiada por el Programa Nacional de Innovación para la Competitividad y Productividad (Innóvate Perú), de acuerdo al contrato 402-PNIPC-PIBA-2014, proyecto: “Rol de los Andes y de barreras biogeográficas como el origen de la gran megadiversidad de mamíferos del Perú”.

ÍNDICE

RESUMEN	VIII
ABSTRACT	IX
1. INTRODUCCIÓN	1
2. MARCO TEÓRICO	3
2.1. Historia taxonómica del género <i>Akodon</i> y sus especies.....	3
2.2. Estudios de sistemática molecular en el género <i>Akodon</i>	5
2.3. Situación taxonómica del complejo <i>Akodon mollis</i>	6
3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	8
3.1. HIPÓTESIS	8
3.2. OBJETIVOS	8
3.2.1. GENERAL	8
3.2.2. ESPECÍFICOS	8
4. MATERIALES Y MÉTODOS	8
4.1. Área de Estudio.....	8
4.2. Métodos de colecta.....	10
4.3. Material biológico	10
4.4. Análisis morfológico	11
4.5. Análisis morfométrico.....	13
4.6. Análisis estadístico	17
4.6.1. Análisis de variación no geográfica	17
4.6.2. Análisis de variación geográfica	17
4.7. Caracterización molecular	18
4.7.1. Extracción del ADN	18
4.7.2. Amplificación y secuenciamiento del ADN	18
4.7.3. Análisis molecular	19

5. RESULTADOS.....	21
5.1. Análisis morfológico comparativo	21
5.2. Análisis morfométrico.....	30
5.3. Análisis molecular	35
5.4. Taxonomía	41
6. DISCUSIÓN	50
7. CONCLUSIONES	53
8. RECOMENDACIONES	54
BIBLIOGRAFÍA.....	55
ANEXOS	67
Apéndice I	67
Apéndice II	70

ÍNDICE DE TABLAS

	Página
TABLA 1 Número de especímenes totales examinados del género <i>Akodon</i> , clasificados por edades, sexo y lugar de procedencia por Departamento.....	11
TABLA 2 Diferencias morfológicas entre <i>Akodon mollis</i> s.s., <i>Akodon</i> sp. “Chinguela” del Perú y <i>Akodon orophilus</i>	22
TABLA 3 Cantidad de individuos que cumplen con las características morfológicas.....	24
TABLA 4 Promedio de medidas de especímenes adultos de <i>Akodon mollis</i> s.s. y <i>Akodon</i> sp. “Chinguela”.....	29
TABLA 5 Prueba de Normalidad usando el test de Kolmogorov-Smirnov en base a 23 medidas iniciales de las UTOs	30
TABLA 6 Cargas factoriales de las cinco primeras componentes del Análisis de componentes principales (PCA) de variables craneales.....	31
TABLA 7 Distancias genéticas entre grupos halladas mediante el programa MEGA v7.0.14, dentro del grupo <i>aerosus</i>	40

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1	Localidades de <i>Akodon mollis</i> . Distribución de las poblaciones ubicadas en la costa del Perú..... 2
Figura 2	Mapa de las localidades registradas para <i>Akodon mollis</i> y <i>Akodon</i> sp. "Chinguela" en los departamentos de Piura y Cajamarca en el Perú..... 9
Figura 3	Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo de <i>Akodon</i> sp. "Chinguela" del Perú, mostrando las distancias de las 23 medidas craneo-dentales empleadas en el análisis morfométrico..... 16
Figura 4	Comparación de coloración de piel de <i>Akodon</i> sp. "Chinguela" (A) y <i>Akodon mollis</i> s.s. (B)..... 25
Figura 5	Comparaciones de cráneos en vista dorsal (fila A) y ventral (fila B) de los cráneos de especímenes estudiados..... 26
Figura 6	Comparaciones de cráneos en vista ventral (A, B y C) y lateral (D, E y F) de los cráneos de especímenes estudiados..... 27
Figura 7	Gráfica del análisis de componente principales para las componentes 1 y 2 (PC1 vs PC2)..... 33
Figura 8	Gráfica del análisis de componente principales para las componentes 2 y 3 (PC2 vs PC3)..... 33
Figura 9	Gráfica del análisis de componente principales para las componentes 2 y 4 (PC2 vs PC4)..... 34
Figura 10	Árbol filogenético de <i>Akodon</i> obtenido con el método de Maximun Likelihood, mostrando la agrupación de especies..... 36
Figura 11	Ampliación del clado <i>A. aerosus</i> del árbol filogenético obtenido con el método de Maximun Likelihood 37
Figura 12	Árbol filogenético de <i>Akodon</i> obtenido con el análisis Bayesiano, mostrando los clados formados 38
Figura 13	Ampliación del clado <i>Akodon aerosus</i> del árbol filogenético obtenido con el análisis Bayesiano 39
Figura 14	Fotografías de vista dorsal, ventral y lateral del cráneo del holotipo de <i>Akodon mollis</i> (B.M. No. 85.4.1.49), departamento de Tumbes..... 45
Figura 15	Cuerpo del holotipo (MUSM 23666) depositado en el Museo de Historia Natural de la UNMSM..... 47
Figura 16	Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo de <i>Akodon</i> sp. "Chinguela" (MUSM 23666)..... 49

RESUMEN

El roedor sigmodontino *Akodon mollis* está distribuido en la costa y vertientes occidentales del noroeste del Perú y norte de Ecuador; sin embargo, es considerado por muchos autores como un complejo de especies. Este trabajo sustenta las divergencias morfológicas, morfométricas y moleculares entre una población de *Akodon* ubicada más al norte de Perú (Piura y Cajamarca), similar a *A. mollis*, comparada con las poblaciones de *Akodon mollis sensu stricto* de la costa y vertiente occidental del Perú, hipotéticamente consideradas la forma típica. Basado en estos resultados, la población del norte es provisionalmente llamada *Akodon* sp. "Chinguela". Para los análisis, los especímenes fueron agrupados en Unidades Taxonómicas Operativas (UTOs) basados en su similaridad morfológica y cercanía geográfica; se revisaron caracteres morfológicos cualitativos y se tomaron 23 medidas craneo-dentales de 60 muestras de *Akodon mollis sensu stricto* y 25 de *Akodon* sp. "Chinguela". Adicionalmente, se encontraron diferencias morfológicas cualitativas saltantes entre estos dos taxones, tales como: la forma de la bóveda craneal, la forma de la parte anterior de la fosa mesopterigoidea, divergencia del arco cigomático, entre otras. Los análisis de componentes principales respaldaron los resultados morfológicos mostrando una clara separación de *Akodon* sp. "Chinguela" versus *A. mollis* s.s. (PC1 = 60.21 %, PC2 = 12.77 %), siendo las variables longitud del cráneo, longitud cóndilo-incisivo, amplitud de la bóveda craneana, longitud de los nasales, longitud del rostro, anchos del cigomático e interorbital, las que contribuyeron en mayor proporción a esta diferenciación. Por otro lado, el análisis molecular con el gen mitocondrial citocromo b recupera a ambos taxones en dos clusters separados, pero con una distancia genética menor al 2% entre ambos taxones. En base al concepto filogenético de especie, la evidencia disponible sugiere la existencia de divergencia entre ambos taxones; por ende, se sugiere que *Akodon* sp. "Chinguela" deba ser reconocida como una especie plena.

ABSTRACT

The sigmodontine rodent *Akodon mollis* is distributed along the coast and western slopes of northwestern Peru and in Ecuador; however, it is considered by many authors as a species complex. This work supports the morphological, morphometric and molecular divergences between a population of *Akodon* located in northern Peru (Piura and Cajamarca), similar to *A. mollis*, compared with the populations of *Akodon mollis sensu stricto* from the coast and western slope of Peru. Based on these results, this population is provisionally called *Akodon* sp. "Chinguela." For the analyses, the specimens were grouped into Operational Taxonomic Units (UTOs) based on their morphological similarity and geographical proximity; morphological and qualitative characteristics were reviewed and 23 cranio-dental measurements were taken for 60 samples of *Akodon mollis sensu stricto* and 25 of *Akodon* sp. "Chinguela". In addition, qualitative morphological characters were reviewed finding differences between them, such as: the shape of the braincase, the shape of the anterior part of the mesopterygoid fossa, divergence of the zygomatic arch, among others. Principal component analyses supported the morphological results showing a clear separation of *Akodon* sp. "Chinguela" versus *A. mollis* s.s. (PC1 = 60.21%, PC2 = 12.77%), being the variables cranial length, condyle-incisor length, braincase breadth, nasal length, rostrum length, zygomatic and interorbital breadth, those that contributed in greater proportion to this differentiation. On the other hand, molecular analysis with the mitochondrial cytochrome b gene recovers both taxa in two separate clusters, but with a genetic distance less than 2% between both taxa. Based on the phylogenetic concept of the species, the available evidence suggests the existence of divergence between the two taxa; therefore, it is suggested that *Akodon* sp. "Chinguela" should be recognized as a full species.

1. INTRODUCCIÓN

Al hablar de mamíferos, el orden Rodentia se constituye como el grupo más diverso, con más de 42% de las especies registradas, así como un 49% de los géneros (Patton *et al.*, 2015). La familia Cricetidae, que agrupa a las ratas y ratones de campo, es considerada la familia más diversa de mamíferos de Sudamérica (Musser y Carleton, 2005), constituyen alrededor del 62% de la diversidad genérica y el 56% de la diversidad de especies de roedores (Patton *et al.*, 2015).

Dentro de los cricétidos se encuentra la subfamilia Sigmodontinae, cuya radiación dentro de Sudamérica se originó de forma independiente (Reig, 1981; Pardiñas *et al.*, 2002; Steppan *et al.*, 2004), es clasificada en nueve tribus: Oryzomyini, Thomasomyini, Wiedomyini, Ichthyomyini, Abrotrichini, Reithrodontini, Sigmodontini, Phyllotini, y Akodontini (D'Elía *et al.*, 2007), distribuyéndose principalmente en América del Sur y presentes en menor proporción en Centroamérica y Norteamérica (D'Elía, 2003).

La tribu Akodontini es la segunda tribu de los Sigmodontinae que es más diversa en números de géneros y especies después de la tribu Oryzomyini. Los miembros de esta tribu están presentes en la mayor parte de sudamérica, aunque presentan baja diversidad en la región amazónica. La ecomorfología de los Akodontinos también es diversa, de tal forma que se pueden encontrar formas cursoriales, como el género *Akodon*, formas adaptadas a la vida subterránea como el género *Kunsia* y *Blarinomys* y formas semiacuáticas como las del género *Scapteromys* (Pardiñas *et al.*, 2015).

Akodon es el género tipo de la tribu Akodontini, presenta una amplia distribución y es uno de los más diversos (Pardiñas *et al.*, 2005), además de ser uno de los géneros en los que se describen nuevas especies con relativa frecuencia (por ejemplo, Christoff *et al.*, 2000; Braun *et al.*, 2000; Pardiñas *et al.*, 2005; Jiménez *et al.*, 2013; Jiménez *et al.*, 2016). La

similitud de características externas que presentan las especies dentro de este género otorga cierta complejidad al estudio del mismo, haciendo que su sistemática actual siga siendo confusa (Myers, 1989; Myers y Patton, 1989a; Myers *et al.*, 1990; Smith y Patton, 2007).

Dentro de este género, *Akodon mollis* Thomas 1894, es una de las especies más abundantes y menos estudiadas, que ocupa una amplia variedad de hábitats a lo largo de su distribución, incluyendo áreas costeras áridas del pacífico, bosques montanos de las vertientes de la cordillera andina y pastizales a gran elevación, llegándose a encontrar desde el nivel del mar hasta casi los 4900 msnm. La distribución que se considera actualmente comprende desde la parte noroccidental del Ecuador, desplegándose a ambos lados de los andes en el norte hasta el centro del Perú (Figura 1).

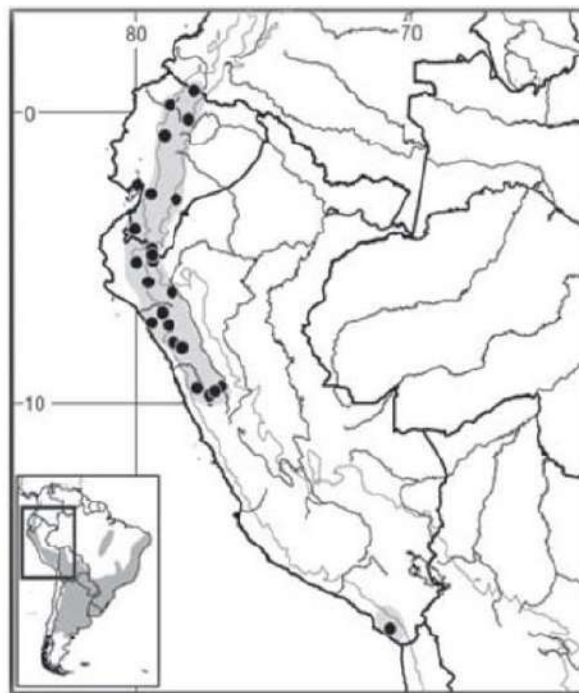


Figura 1. Localidades de *Akodon mollis* (●). Distribución de las poblaciones ubicadas en la costa del Perú y norte y centro de Ecuador.

Actualmente, *A. mollis* es considerado como un complejo de especies por muchos autores (Patton y Smith, 1992; Luna, 2012; Alvarado-Serrano *et al.*, 2013), debido a esta problemática y complejidad taxonómica; la presente tesis propone una revisión de *A. mollis* basado en un análisis morfológico, morfométrico y molecular para evaluar y esclarecer el estado taxonómico de una población del noroccidente del Perú.

2. MARCO TEÓRICO

2.1. Historia taxonómica del género *Akodon* y sus especies

La historia taxonómica del género *Akodon* está llena de desaciertos y correcciones que permitieron llegar al concepto que se maneja actualmente (Patton *et al.*, 2015). La designación del género *Akodon* fue hecha por Meyen en 1833, y desde entonces, la descripción de *Akodon* se ha modificado substancialmente. Fue J.A. Allen en 1905 quien destacó la necesidad de dividir el género, compuesto en ese entonces por más de 100 especies. En 1916, Thomas hace un estudio de morfología molar y propone el concepto de una tribu Akodontini que agrupó a siete géneros: *Zygodontomys*, *Thalpomys*, *Thaptomys*, *Abrothrix*, *Chroeomys*, *Bolomys* y *Akodon* (compuesto por los subgéneros *Akodon* y *Chalcomys*). El concepto actual de *Akodon* fue enunciado en principio por Gyldenstolpe (1932), quien, basándose en el trabajo de Thomas (1916), estableció las bases para definir las características que podían diferenciar al género de otros. A pesar de ello, Gyldenstolpe aún consideraba como parte del género a especies que actualmente están ubicadas en otros taxones e incluye por ejemplo a *Akodon olivaceus* y *Akodon pusillus*, que ahora corresponden a *Abrothrix olivaceus* y *Calomys pusillus* respectivamente.

Ellerman (1941) reconoció 85 especies que se dividían en ocho subgéneros: *Abrothrix*, *Akodon*, *Bolomys*, *Deltamys*, *Chroeomys*, *Hypsimys*, *Thaptomys* y *Thalpomys* (Pardiñas *et al*, 2015). Dentro del subgénero *Akodon*, Cabrera (1961) reconoció nueve subgéneros, siendo el subgénero *Akodon* el más diverso con 21 especies, muchas de las cuales ahora están colocadas dentro de otros géneros, como son el género *Bibimys*, *Abrothrix* y *Necomys*.

Existen dos puntos históricos de crucial importancia que sirvieron para establecer el concepto actual de *Akodon*. El primero se debe a su separación de *Necomys* basada en los análisis morfológicos de Reig (1972) y el segundo fue la separación de *Abrothrix* como género válido y no relacionado con *Akodon* gracias a los análisis moleculares de D'Elía *et al.* (2007). La desacertada ubicación de *Akodon* y *Abrothrix* en un mismo grupo es curiosa porque se mezclaron géneros de diferentes tribus, debido a que la morfología externa y características craneo-dentales eran similares.

Las especies del género *Akodon* pueden ser reconocidas en primera instancia por ciertos rasgos que las caracterizan, como son la coloración dorsal y ventral, que en *Akodon mollis*, por ejemplo, es parda a grisácea con poco contraste de coloración ventral, posteriormente se pueden determinar con mayor exactitud con un análisis de las características craneales. Los hábitats en los que se desarrolla son bastantes variables y entre ellos tenemos a la puna, los páramos, bosques tropicales y bosques montanos, valles adustos montañosos andinos, las mesetas semidesérticas de la Patagonia y las zonas de vegetación arbustivas en el Cerrado.

2.2. Estudios de sistemática molecular en el género *Akodon*

A principios de los 90's, se empezaron a utilizar datos de secuencia del ADN para estudios filogenéticos de *Akodon* (Smith y Patton, 1991; 1993). La mayoría de estos estudios se basan en las secuencias del gen citocromo b del ADN mitocondrial (ADNmt), (Jayat *et al.*, 2010 y Coyner *et al.*, 2013) son los más recientes enfoques de la taxonomía del género *Akodon*.

Smith y Patton (2007) basados en secuencias del gen citocromo *b* del ADNmit, consideraron a *A. mollis* dentro del grupo *aerosus*, compuesto de 8 especies (*A. aerosus*, *A. cf. budini*, *A. affinis*, *A. mollis*, *A. orophilus*, *A. siberiae*, *A. torques* y *A. albiventer*) que se distribuyen en las laderas boscosas de los Andes. Este clado se encuentra débilmente soportado ya que las especies que lo integran no muestran una estructura filogenética interna consistente (Smith y Patton, 2007; Coyner *et al.*, 2013; Patton *et al.*, 2015). Los trabajos de Coyner *et al.*, presentan hipótesis filogenéticas derivadas de las secuencias concatenadas de ADN nuclear concatenadas que contribuyen a expandir los datos moleculares disponibles para *Akodon*.

Algunos trabajos detallan la considerable variación existente en las secuencias de citocromo *b* analizadas dentro de las poblaciones de algunos miembros del grupo *A. aerosus* (Patton *et al.*, 1990; Patton y Smith, 1992; Smith y Patton, 2007). Todo ello sugiere que las poblaciones involucradas podrían corresponder a especies diferentes.

2.3. Situación taxonómica del complejo *Akodon mollis*

Tradicionalmente, las especies de *Akodon* se han dividido basado en asociaciones de tamaño, como el grupo *boliviensis* versus el grupo *mollis* (HersHKovitz, 1990); por estudios morfológicos, como ocurre con el grupo *varius* (Myers, 1990); por morfología y alozimas usadas en el grupo *boliviensis* (Myers *et al.*, 1990); o datos cariotípicos, por ejemplo, del grupo *cursor* (Rieger *et al.*, 1995). Sin embargo, estudios más recientes son a nivel filogenético y molecular en lugar de fenético, como los trabajos de Smith y Patton (2007); Jayat *et al.* (2010) y los resultados publicados por Coyner *et al.* (2013). En la actualidad, se reconocen cinco grupos de especies del género *Akodon*: (1) El grupo *aerosus*, compuesto por *A. aerosus*, *A. albiventer*, *A. affinis*, *A. mollis*, *A. orophilus*, *A. surdus* y *A. torques*. Smith y Patton (2007) recuperaron *A. budini* y *A. siberiae* como parte de su grupo *A. aerosus*, pero Jayat *et al.* (2010), en un estudio taxonómico más denso, encontró que ambas especies estaban fuera del clado *aerosus*. (2) El grupo *boliviensis* contiene a *A. boliviensis*, *A. caenosus*, *A. fumeus*, *A. juninensis*, *A. kofordi*, *A. lutescens*, *A. polopi*, *A. spegazzinii*, *A. subfuscus* y *A. sylvanus*. (3) El grupo *cursor* incluye a *A. cursor*, *A. montensis*, *A. reigi*, y *A. paranaensis*, así como las formas mencionadas en la literatura como *A. aff. cursor* y *Akodon sp.* $2n = 10$ (Silva *et al.*, 2006). (4) El grupo *varius* que incluye a *A. dayi*, *A. iniscatus*, *A. dolores*, *A. molinae* y *A. toba*. (5) Un grupo Incertae sedis donde se ubican especies de *Akodon* cuya posición filogenética está actualmente sin resolver, incluyendo *A. mimus*, *A. azarae*, *A. budini*, *A. philipmyersi* y *A. siberiae*. (Patton *et al.*, 2015).

Akodon mollis es considerado un complejo de especies debido a que las poblaciones que componen esta especie exhiben considerable diferenciación morfológica a través de su rango de distribución, y se han descrito varias subespecies; *Akodon orophilus*

(Osgood, 1913), por ejemplo, fue originalmente descrita como una subespecie de *Akodon mollis*, denominándose *Akodon mollis orophilus*; de localidad tipo Leymebamba en el Departamento de Amazonas, Perú (en las montañas cercanas a la cabecera del río Utcubamba). La literatura señala a Tumbes como el departamento tipo de *Akodon mollis*, y no hay coordenadas disponibles, ni existen detalles específicos de la localidad en sí.

Actualmente son reconocidas tres subespecies de *A. mollis*: *A. mollis mollis*, *A. mollis fulvescens* y *A. mollis altorum*, las que por podrían representar especies distintas (Patton y Smith, 1992, Luna, 2012).

3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

3.1. HIPÓTESIS

La población de individuos de *Akodon* ubicados al nororiente de Piura y Cajamarca, denominada *Akodon mollis* sp. “Chinguela” en este estudio, constituyen una especie diferente a la descrita hasta ahora como *Akodon mollis*.

3.2 OBJETIVOS

3.2.1 GENERAL

Realizar un estudio morfológico, morfométrico y molecular de la población denominada *Akodon mollis* sp. “Chinguela”, procedente del nororiente del Perú.

3.2.2 ESPECÍFICOS

- Caracterizar morfológicamente la población de *Akodon* del nororiente del Perú.
- Caracterizar molecularmente la población de *Akodon* del nororiente del Perú empleando como marcador molecular al gen citocromo b.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Área de Estudio

El área de estudio involucra los departamentos de norte de Perú: Piura, Cajamarca y Lambayeque (Figura 2), donde la Depresión de Huancabamba constituye la principal ruptura estructural y fisiográfica de los Andes que consiste en un complejo sistema de crestas relativamente bajas, cuencas y valles profundos (Duellman y Pramuk, 1999).

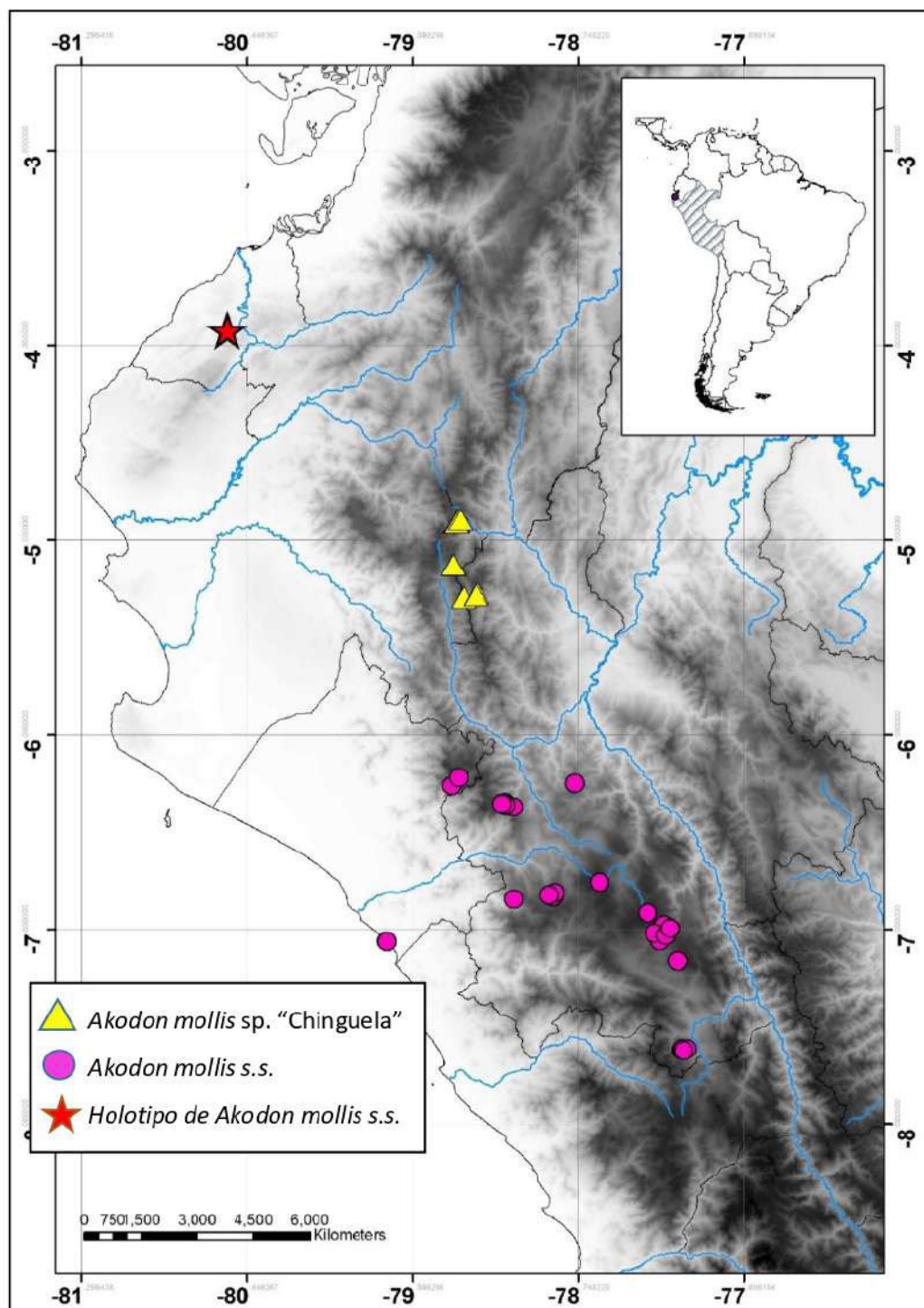


Figura 2.- Mapa de las localidades registradas para *Akodon mollis* y *Akodon* sp. “Chinguela” en los departamentos de Piura y Cajamarca en el Perú. (Diseñado con el programa ArcGis v 10.5)

4.2. Métodos de colecta

Para la colecta de especímenes se empleó equipo de muestreo estándar, como son las trampas de golpe (Vickor y Museum Special) y de captura viva o caja (Sherman) (Voss y Emmons, 1996; Lim y Pacheco, 2016). En Cajamarca, las trampas fueron distribuidas en transectos para realizar el muestreo. Cada transecto de trabajo comprendía 30 estaciones de muestreo y cada estación estuvo conformada por una trampa de golpe y una de caja, distanciadas aproximadamente 15 m una de otra. Se colocaron 4 transectos por localidad muestreada.

El muestreo se realizó por un total de 15 noches en época seca y húmeda en Cajamarca, haciendo un total de 3600 trampas noche (TN) en cada estación.

4.3. Material biológico

Se examinaron 25 especímenes machos y hembras de *Akodon* sp. “Chinguela” del norte del Perú entre adultos y subadultos, provenientes de 3 localidades de los Departamentos de Piura (Cerro Chinguela, Minera Majaz y Quebrada El Gallo) y 2 localidades de Cajamarca (Cerro La Viuda y Piedra Cueva en Cerro Coyona), ambas ubicadas en el Santuario Nacional Tabaconas-Namballe. Adicionalmente, se revisaron 60 especímenes de *Akodon mollis* de 21 localidades de Cajamarca (3.81 km NE de Monteseco, Alcaparrosa T 25, Bancuyoc T 18, Bramadero T 17, Caserio San Jose cerro anticlinal, CCPP Michiquillay, CCPP Palpata, CCPP Pedregal, Cerca CCPP La Masma, Cerro Paja Blanca, El Punre, Laguna Milpo, Mina La Cima Gold Fields, Monte Ribereño, Moyán Bajo, Pampachancas, Peña Brava, Quebrada Honda, Quebrada Pencayoc) y 3 localidades de Lambayeque (Humedales adyacentes al mar, Puycate, Uyurpampa), los que son considerados como *A. mollis sensu stricto* al ser encontradas idénticas después de compararlas con fotografías del holotipo. Las muestras se encuentran depositadas

en la colección mastozoológica del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM), se hace referencia a algunos especímenes que aún no han sido catalogados en la colección mencionando únicamente el número de colector (AEM). Los especímenes fueron trabajados directamente con el material preservado en alcohol al 70% (piel y carcasa) y en seco (pieles, cráneo y esqueleto).

TABLA 1. Número de especímenes totales examinados del género *Akodon*, clasificados por edades, sexo y lugar de procedencia por Departamento

EDAD	SEXO	DEPARTAMENTO			TOTALES
		Cajamarca	Lambayeque	Piura	
SUBADULTO EDAD 3		23	14	19	56
	h	10	6	13	29
	m	13	8	6	27
ADULTO EDAD 4		15	5	3	23
	h	8	1	-	9
	m	7	4	3	14
ADULTO VIEJO 5		5	1	-	6
	h	1	1	-	2
	m	4	-	-	4
TOTAL GENERAL		43	20	22	85

4.4. Análisis morfológico

Los especímenes fueron separados considerando el sexo, para la evaluación del dimorfismo sexual. Debido a que las suturas básicas se mantienen evidentes durante toda la vida, el único criterio restante sobre el cual basar una clasificación de edad útil es el uso del desgaste de los dientes molares.

Debido a ello, los ejemplares fueron clasificados en clases de edades del 1 al 5, teniendo en cuenta la erupción del molar 3 (M3) y el desgaste de la superficie oclusal de los demás molares siguiendo los criterios de Voss (1991), Musser *et al.* (1998) y Myers (1989) con ciertas modificaciones. Los especímenes con una dentición molar incompletamente erupcionada (Edad 1 y 2) son referidos como "juveniles". La madurez sexual se alcanza desde la edad 3, por lo tanto, los animales en esa edad son considerados como "subadultos". La edad 4 como "adultos" y los animales en Edad 5 como "adultos mayores".

Edad Clase 1: Juvenil. Molar superior 3 (M3) Incompleta o recientemente erupcionado pero, igual que el resto de molares, presenta apariencia de no haber sido utilizado.

Edad Clase 2: Juvenil. El tercer molar superior se encuentra completamente erupcionado y conspicuo, y la dentina está moderadamente expuesta. A pesar de que los dientes presentan un ínfimo desgaste, la superficie oclusal aún conserva las cúspides prominentes.

Edad Clase 3: Subadulto joven. M3 considerablemente desgastado y con mayor exposición de dentina. El paracono ya no se diferencia y su superficie oclusal es casi llana y. Molares superiores 2 y 3 aún presentan anterolofos conspicuos.

Edad Clase 4: Adulto. La superficie oclusal de los molares está bastante desgastada y la dentina presenta mayor exposición. En el M3 el desgaste es mayor que en los molares 1 y 2, que no son del todo planos y aun se puede apreciar en ellos los flexos lingual y labial, lo que no ocurre en M3. En el molar 1 aún se pueden apreciar los lofos.

Edad Clase 5: Los tres molares se encuentran en estado de completo desgaste y son completamente llanos, los lofos han desaparecido y las cúspides son inexistentes.

Basado en esta clasificación, los análisis y descripciones morfológicas y morfométricas se realizaron con especímenes de edad 3, 4 y 5.

4.5. Análisis morfométrico

Se consideraron 23 medidas cráneo-dentales para los análisis morfométricos (Figura 3) de los 85 especímenes examinados. Las medidas se obtuvieron con la ayuda de un Vernier Fowler - Sylvac de precisión 0.01 mm.

Para los análisis estadísticos no se consideraron las medidas corporales tales como: longitud total (LT); longitud de orejas (EL), longitud de pata trasera (HFL) y longitud de la cola (LC); ya que, debido a que su dudosa precisión al ser registrado por distintos colaboradores en campo, podría generar errores en el análisis.

Para la determinación taxonómica, se examinaron y describieron caracteres morfológicos craneales y dentales de los 85 especímenes del género *Akodon*, caracteres que comúnmente se usan en la descripción de roedores y se basan en estudios previos de Voss (1991); Steppan (1995); Carleton y Musser (1989) y Weksler *et al.* (2006).

Los caracteres morfológicos mencionados son descritos líneas abajo y sirvieron para agrupar a los especímenes de *Akodon* en unidades taxonómicas operativas (UTOs, por sus siglas en inglés) fundamentalmente debido a su similitud morfológica y proximidad geográfica para que la homogeneidad sea manifiesta dentro de cada grupo (Crisci y Lopez, 1983). Jiménez *et al.* (2013) también aplica estas definiciones en un estudio similar.

Medidas cráneo-dentales

1. *Longitud mayor del cráneo (GSL)*: Distancia medida desde la punta de los nasales hasta la parte posterior del occipucio.
2. *Longitud cóndilo incisivo (CIL)*: Distancia desde el borde anterior de los incisivos superiores hasta la parte posterior de los cóndilos occipitales.
3. *Ancho del arco cigomático (ZB)*: Mayor distancia entre los márgenes externos de los arcos cigomáticos (en *Akodon* usualmente cerca del origen del escamoso).
4. *Ancho de la caja craneana (BB)*: Ancho mayor de la caja craneana a la altura de la raíz del arco zigomático formado por el escamoso.
5. *Constricción interorbital (LIB)*: Menor distancia a través del techo del cráneo entre las órbitas.
6. *Longitud rostral (RL)*: Distancia diagonal tomada desde el margen anterior de la órbita hasta la punta anterior de los huesos nasales.
7. *Longitud de los nasales (LN)*: Máxima longitud del hueso nasal medida en la línea media.
8. *Ancho de los nasales (BN)*: La mayor distancia a través de los bordes laterales externos de ambos nasales.
9. *Ancho del rostro (BR)*: Medida tomada a nivel de los bordes externos de las cápsulas nasolacrimales.
10. *Longitud de la fosa orbital (LOF)*: Medida diagonal de la fosa orbital tomada desde el margen anterior hasta el posterior de la órbita.
11. *Longitud del Diastema (DL)*: Longitud tomada desde la cara posterior de los incisivos superiores hasta el borde anterior del primer molar superior.
12. *Longitud de la hilera molar maxilar (LM)*: La mayor longitud a nivel de la corona de la hilera maxilar superior.

13. *Longitud del foramen incisivo (LIF)*: Longitud máxima de la abertura del foramen incisivo.
14. *Profundidad del incisivo (DI)*: Distancia entre la curvatura interna y externa del incisivo superior.
15. *Longitud cóndilo molar (CML)*: Distancia medida desde la corona del margen anterior del primer molar superior hasta la superficie posterior del cóndilo occipital del lado correspondiente.
16. *Ancho del cóndilo occipital (OCB)*: Distancia tomada entre los bordes externos de los cóndilos occipitales.
17. *Longitud del basioccipital (LOB)*: Longitud del basioccipital a lo largo de la línea media ventral del cráneo desde el borde anterior del foramen magnum hasta la sutura basioccipital-basiesfenoides.
18. *Ancho de la fosa mesopteroidea (MFW)*: Ancho máximo tomado a nivel de la unión del de los huesos palatino y pterigoides.
19. *Ancho de la placa cigomática (ZPB)*: Medida tomada a nivel de la altura media de la placa cigomática desde el borde anterior al posterior.
20. *Altitud del cráneo (HBC)*: Distancia vertical medida siguiendo el plano que determinado por las puntas de los incisivos y la base de la bula hasta la parte más alta de la bóveda craneana.
21. *Ancho del primer molar (BM1)*: medida tomada entre el paracono y metacono de M1.
22. *Ancho del foramen incisivo (BIF)*: medida tomada en la parte más ancha del foramen incisivo.
23. *Ancho del paladar (BPB)*: medida tomada entre los bordes internos de M1.

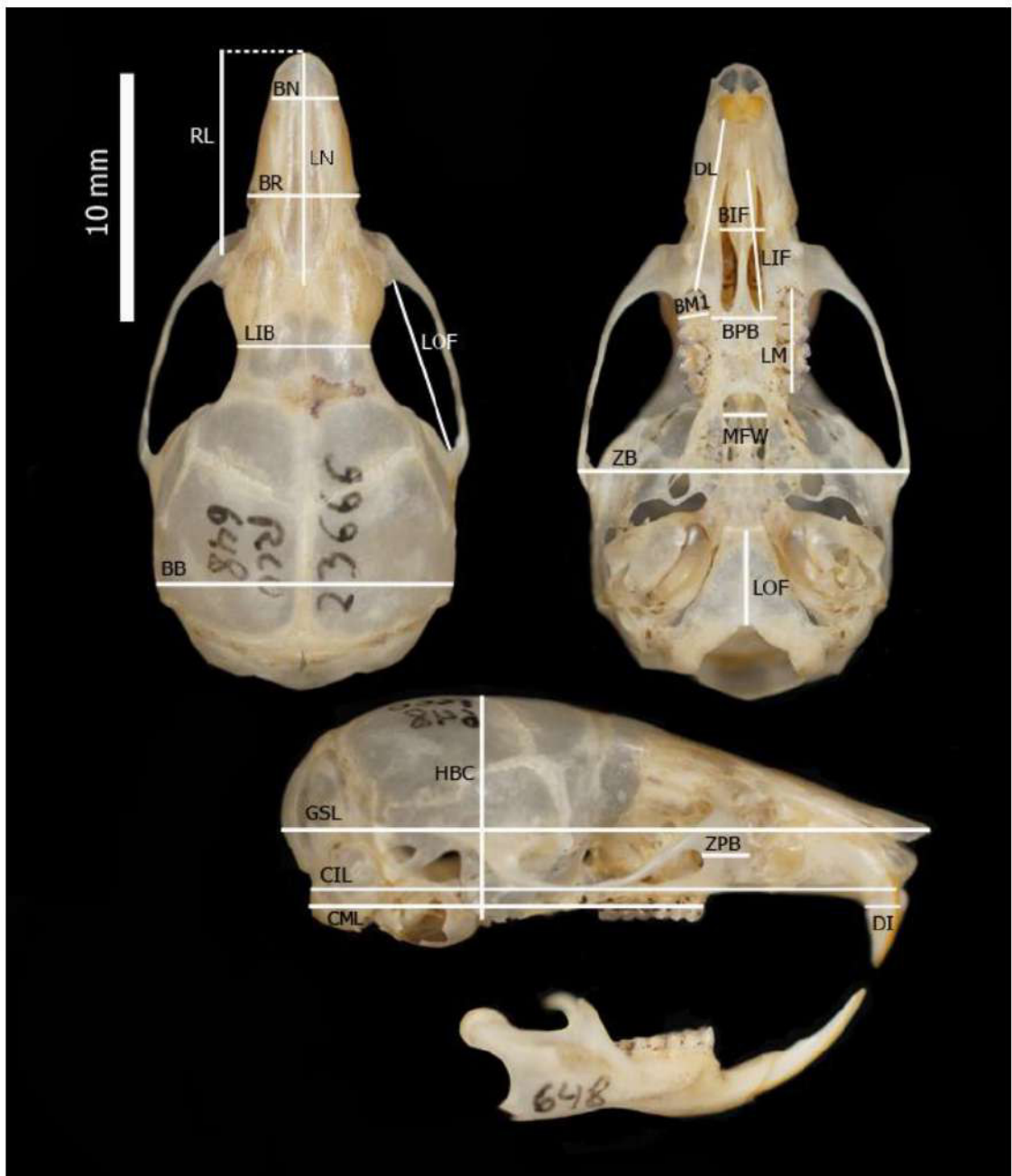


Figura 3. Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo de *Akodon* sp. “Chinguela” del Perú, mostrando las distancias de las 23 medidas cráneo-dentales empleadas en el análisis morfométrico.

4.6. Análisis estadístico

Se evaluó la normalidad de las 23 variables cráneo-dentales mediante el test de Kolmogorov-Smirnov ya que el total de muestras por grupo evaluado era superior a 50. Se utilizó el paquete estadístico para ciencias sociales (Statistical Package for the Social Sciences SPSS.23.32).

4.6.1. Análisis de variación no geográfica

El análisis se realizó solo con los individuos de *Akodon* sp. (N = 25) “Chinguela” y *Akodon mollis sensu stricto* (N = 60) para ver si existen diferencias significativas. Se empleó un análisis multivariado de la varianza (MANOVA) para detectar si existen diferencias significativas entre edad y sexo dentro de los individuos de estas poblaciones.

4.6.2. Análisis de variación geográfica

Se realizó un análisis exploratorio para visualizar la distribución de los individuos y su agrupación en el morfo-espacio con ayuda del análisis de componentes principales (ACP), para lo cual se incluyeron las 23 medidas obtenidas de la población de *Akodon* sp. “Chinguela” del norte de Perú y *Akodon mollis* s.s., se toma en cuenta las primeras cinco componentes debido a que los eigenvector son mayores que 1 (Tabla 6). Posteriormente se probó la significancia de los grupos formados mediante un MANOVA. Los análisis de componentes principales (PCA) y análisis multivariado fueron elaborados empleando el software de estadísticas paleontológicas (PAleontological STatistics) PAST v.3.17. (Hammer *et al.*, 2001).

4.7. Caracterización molecular

4.7.1. Extracción del ADN

La extracción del ADN se realizó a partir de muestras obtenidas de tejido muscular conservadas en crioviales con alcohol de 96°. Los kits de extracción empleados corresponden a las marcas GeneOn "Vivantis" GF-TD-100: 100 preps y THERMO: 50 preps. Dependiendo del tamaño de la muestra, la cual podía ser entre 10 o 20 mg, se modificaron los volúmenes de extracción en proporción a la misma.

Para evaluar de forma cualitativa la presencia del ADN obtenido en la extracción, así como la calidad del mismo, se realizó una electroforesis horizontal en gel de agarosa al 1%, preparada con TAE 1X. Para la coloración se empleó el intercalante Red Gel y la se utilizó un transiluminador de luz UV para su visualización. La correcta extracción de las muestras del ADN se pudo evidenciar gracias a la presencia de una banda homogénea en el gel.

4.7.2. Amplificación y secuenciamiento del ADN

La amplificación mitocondrial del Citocromo b se llevó a cabo en el Laboratorio de Mastozoología del Museo de Historia Natural de la UNMSM, para ello se siguieron los protocolos establecidos por Smith y Patton (1993) con ciertas modificaciones. Según la metodología empleada por ellos, se hizo uso de los siguientes primers: MVZ05 5'-CGAAGCTTGATATGAAAAACCATCGTTG-3' y MVZ16 3'-AATAGGAARTATCAYTCTGGTTT-5' (Smith y Patton, 1993).

Para cada reacción se preparó un volumen final 25 µL de una mastermix; la cual combina los siguientes componentes: 2.5 µL de Buffer Taq polimerasa sin MgCl₂, 2 µL de MgCl₂,

0.4 µL DNTPs (10 mM), 1 µL del primer MVZ 05 (10 pM), 1 µL del primer MVZ 16 (10 pM), 7.5 µL de H₂O, 0.2 µL de Taq polimerasa y 10 µL del ADN extraído. Se realizó un PCR (Reacción en cadena de la polimerasa) para la amplificación de las muestras, mediante el uso de un termociclador de la marca Applied Biosystem 2700.

Se comprobó la amplificación realizando la electroforesis horizontal en gel de agarosa al 1% teñido con Red Gel, y se observaron los resultados mediante un transiluminador, la aparición de una sola banda indicaba la adecuada amplificación realizada. Las muestras que se lograron amplificar correctamente se conservaron en congeladores a -20°C. Para el secuenciamiento con el primer MVZ 05 y MVZ16, las muestras fueron enviadas a la empresa Macrogen en Korea del Sur.

4.7.3. Análisis molecular

- **Edición de las secuencias:** Para el análisis de similitud de las secuencias obtenidas con secuencias del Genbank, se empleó el software BLASTn (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). La edición de las secuencias se hizo con el programa CodonCode Aligner v 6.0.2. (CodonCode Corporation, Dedham, MA, USA) (Sousa-Santos *et al.*, 2014).
- **Muestras empleadas:** Se emplearon 5 secuencias de la población de *Akodon sp.* “Chinguela” generadas del presente estudio, 64 secuencias de otras especies de *Akodon* y ocho secuencias de distintas especies como grupos externos descargadas del Genbank, cuyos códigos de acceso se detallan en el apéndice 2 del anexo. Las nuevas secuencias obtenidas representan un fragmento de 801 pares de bases (pb) del cyt-b.
- **Análisis:** Las secuencias se alinearon empleando el programa MEGA v7.0.14 considerando un total de 801 pb. Se empleó el método “unión de vecinos” (Neighbor

Joining) para compilar los haplotipos de las secuencias obtenidas como parte de un análisis preliminar, y se escogió solo una secuencia por cada haplotipo para armar un conjunto de datos con información de secuencias no redundantes. La matriz no redundante obtenida, fue empleada para realizar la reconstrucción filogenética con los métodos de inferencia bayesiana y máxima verisimilitud. Para el método de inferencia bayesiana se utilizó el programa de análisis bayesiano de filogenia MrBayes v3.2.6 x 64 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003) y los valores de soportes corresponde a las probabilidades posteriores que se obtuvieron considerando el algoritmo MCMC (Markov Chain Monte Carlo) con 10 millones de generaciones, ya que esa cantidad la desviación estándar llega a ser menor a 0.01, que representa la fase estacionaria y se obtienen valores aceptables de probabilidades posteriores. Se consideran como buenos soportes aquellos valores que son iguales o superan el 95% (Wilcox *et al.* 2002, Aguilar *et al.*, 2013). Para el método de máxima verosimilitud se utilizó el programa Randomized Axelerted Maximum likelihood (RAXML v. 8.2.7) (Stamatakis, 2014); se consideran mil iteraciones en el test de Bootstrap que permite obtener los valores que se constituyen en los soportes del método; se considera que los valores mayores al 70% indican clados con un moderado soporte y valores superiores al 90% son clados con un fuerte soporte (Hillis y Bull, 1993; Catzeflis y Tilak, 2009). Se estimó el modelo de evolución con el programa jModelTest v 2.1.7 (Darriba *et al.*, 2012) obteniendo que el mejor modelo es el GTR+I+G4. La edición final de los árboles filogenéticos se realizó mediante los programas FigTree v1.4.2. (Ronquist *et al.*, 2012) e Inkscape 0.9. (Sousa-Santos *et al.*, 2014.) Las distancias genéticas fueron halladas mediante el software MEGA v7.0.14. Los grupos externos empleados para el análisis corresponden a taxones de la tribu Oryzomyini (*Microryzomys*, *Oecomys*), Akodontini (*Necomys*, *oxymycterus*, *Thaptomys*) y Thomasomyini (*Thomasomys*).

5. RESULTADOS

En base a la revisión morfológica y molecular de los especímenes del género *Akodon* sp. “Chinguela” de Perú, se considera que existen diferencias morfológicas significativas para considerarla como una especie distinta. La población de *Akodon* sp. “Chinguela”, se conoce solo en los Bosque Pre montanos del norte de Piura (Carmen de la Frontera y norte de Cajamarca). A continuación, se presentan los resultados con mayor detalle para su comprensión.

5.1. Análisis morfológico comparativo

Los especímenes previamente reconocidos como *Akodon mollis* (es decir, *Akodon* sp. “Chinguela”) presentan una gran variación en un conjunto de caracteres morfológicos con respecto a *Akodon mollis* s.s. Las comparaciones morfológicas para distinguir *Akodon mollis* s.s. de *Akodon* sp. “Chinguela” se enumeran en la Tabla 2 y se explican a continuación. Externamente, el pelaje dorsal presenta una coloración gris oscura en *Akodon mollis* s.s. y el pelaje ventral es bicoloreado con la base gris oscura y las puntas más claras, mientras que en *A. sp.* “Chinguela” la coloración dorsal es un tono de marrón grisáceo y la coloración ventral es bicolor con la base gris y las puntas marrones (Figura 4). La longitud del pelaje dorsal también difiere entre ambas especies, en *Akodon mollis* s.s. los pelos dorsales son más cortos (8.5 – 9.5 mm) que en *Akodon* sp. “Chinguela” (11 – 12 mm) que presenta un aspecto más peludo (Figura 4). Desde el punto de vista craneal, los cráneos son de tamaño mediano a grande en *Akodon mollis* s.s. (CIL 23.32 - 26.72 mm) y ligeramente más pequeños en *Akodon* sp. “Chinguela” (CIL 23.48 - 25.16 mm).

TABLA 2. Diferencias morfológicas entre *Akodon mollis* s.s., *Akodon* sp. “Chinguela” del Perú y *Akodon orophilus*.

Carácter	<i>Akodon mollis</i> s.s. (n = 60)	<i>Akodon</i> sp. “Chinguela” (n = 25)	<i>A. orophilus</i> (n = 50)
Nasales	Anchos y ligeramente más cortos que en <i>A.</i> sp “Chinguela”, con las puntas amplias. Con el margen posterior trunco.	Estrechos, de apariencia más esbelta y mayor longitud que en <i>Akodon mollis</i> s.s. También con al margen posterior trunco.	Amplios, más largos que en los anteriores. El Margen posterior se prolonga y termina en punta con forma de V.
Fosa mesopterigoidea	Estrecha, con o sin presencia de la prolongación de una espina en la fosa; cuando está presente, es apenas notoria.	Ancha en la parte anterior, lo que le otorga una forma lirada y no presenta una espina en el borde anterior de la fosa mesopterigoidea.	Ancha. Presenta una espina en la parte media del borde anterior de la fosa, lo que le otorga un aspecto acorazonado.
Basioccipital	La línea media es notoria, pero sin ser demasiado elevada.	La línea media es bastante conspicua y es comparativamente más elevada.	Línea media es notoria pero de escasa elevación.
Bóveda craneana	No presenta un ensanchamiento final y la prolongación es casi recta, presenta forma más rectangular.	Termina en un ensanchamiento final notablemente pronunciado por lo que presenta una forma globosa.	Termina ensanchada y le otorga una forma redondeada.
Foramen óptico	Muy conspicuo, observado desde una vista lateral, donde se aprecia la totalidad del foramen.	No conspicuo, se encuentra eclipsado por la globosidad de la bóveda craneana; y si se nota, es menos de la tercera parte de su totalidad.	No conspicuo; no se ser observado lateralmente.
Muesca cigomática	La muesca cigomática es profunda. Con un borde anterior poco desarrollado	Muesca cigomática no tan profunda. El borde anterior de la muesca es poco desarrollada.	Bastante profunda en la mayoría de casos. Borde anterior de la muesca bastante desarrollada.

TABLA 2. Continuación.

<i>Carácter</i>	<i>Akodon mollis</i> s.s. (n = 60)	<i>Akodon</i> sp. "Chinguela" (n = 25)	<i>A. orophilus</i> (n = 50)
El foramen postglenoideo vs fenestra subescamosal	La diferencia de tamaños entre el foramen postglenoideo y la fenestra subescamosal no es mucha y en algunos casos presentan un tamaño similar. El foramen postglenoideo es redondeado.	El foramen postglenoideo tiene forma triangular y es notoriamente más grande que la fenestra subescamosal, con una punta extendida que se introduce en el cráneo orientada hacia la placa cigomática.	El foramen postglenoideo también muestra una dimensión superior al de la fenestra subescamosal, sin embargo, no lo dobla en tamaño.
Constricción interorbital	Comparativamente estrecha. Sin presencia ni esbozo de borde supraorbital.	Ligeramente más ancha, presentando un esbozo de borde en la región supraorbitaria.	Medianamente estrecha y sin presencia ni esbozo de borde supraorbital.
Arco cigomático	Divergencia posterior moderada de los arcos cigomáticos, por lo que su trayectoria describe una forma rectangular.	La prolongación de los arcos son fuertemente divergentes hacia la parte posterior, por lo que los arcos describen una forma triangular.	Presenta menos divergencia posterior, sin embargo, aún presenta forma triangular.
Foramen lacerado	Comparativamente menos amplio.	Es más amplio en la mayoría de especímenes.	Es estrecho en la mayoría de especímenes.
Proceso gnático	De forma curvada y más pequeña.	De forma triangular con una suave curvatura.	De forma triangular y alargada.
Placa cigomática	Es recta y la curvatura que describe el margen anterior es abrupta.	Es recto pero con una pequeña curvatura inicial, otorgándole una caída más suave.	Es ligeramente oblicua y más baja, con curvatura moderada.
Coloración Piel	Ventral: patrón bicoloreado, con la base gris oscura y las puntas gris más claro (Glaucus) Dorsal: "Brownish olive" las puntas y las base gris.	Ventral: Patrón bicoloreado con la base gris y las puntas "cinamon brown" Dorsal: las puntas son "Brunt umber" y la base sigue siendo gris.	Ventral: con patrón bicolor, gris en la base y marrón claro en las puntas. Dorsal: "Row umber" las puntas
Pelos dorsales	Alcanza una longitud entre 8.5 – 9.5 mm	Alcanza una longitud entre 11 – 12 mm	Alcanza una longitud entre 10 – 11.5 mm

TABLA 3: Cantidad de individuos que cumplen con las características morfológicas que permiten diferenciar a estas especies. Foramen postglenoideo (pgf), fenestra subescamosal (ssf). Los valores resaltados en negrita expresan el valor porcentual de los individuos que cumplen con el carácter en cuestión.

Carácter	Número de especímenes					
	<i>Akodon mollis</i> s.s.		Cumplen %	<i>Akodon</i> sp. "Chinguela"		Cumplen %
Punta de los nasales	Fina 7	Gruesa 53	88.3	Fina 24	Gruesa 1	96.0
Muesca cigomática	Superficial 8	Profunda 52	86.7	Superficial 23	Profunda 2	92.0
Constricción interorbital	Amplia 4	Estrecha 56	93.3	Amplia 22	Estrecha 3	88.0
Forma del arco cigomático	Triangular 8	Recta 52	86.7	Triangular 24	Recta 1	96.0
Foramen lacerado	Amplio 9	Angosto 51	85.0	Amplio 19	Angosto 6	76.0
Proceso gnático	Grande 13	Pequeño 47	78.3	Grande 20	Pequeño 5	80.0
Curvatura de la placa cigomática	Suave 5	Abrupta 55	91.7	Suave 20	Abrupta 5	80.0
Tamaño pgf vs ssf	Doble 4	Similar 56	93.3	Doble 25	Similar 0	100.0
Fosa mesopterigoidea	Amplia 3	Estrecha 57	95.0	Amplia 24	Estrecha 1	96.0
Línea media del basioccipital	Muy elevada 5	Elevada 55	91.7	Muy elevada 25	Elevada 0	100.0
Forma de la bóveda craneana	Globosa 5	Rectangular 55	91.7	Globosa 25	Rectangular 0	100.0
Foramen óptico (vista lateral)	No conspicuo 1	conspicuo 59	98.3	No conspicuo 25	conspicuo 0	100.0

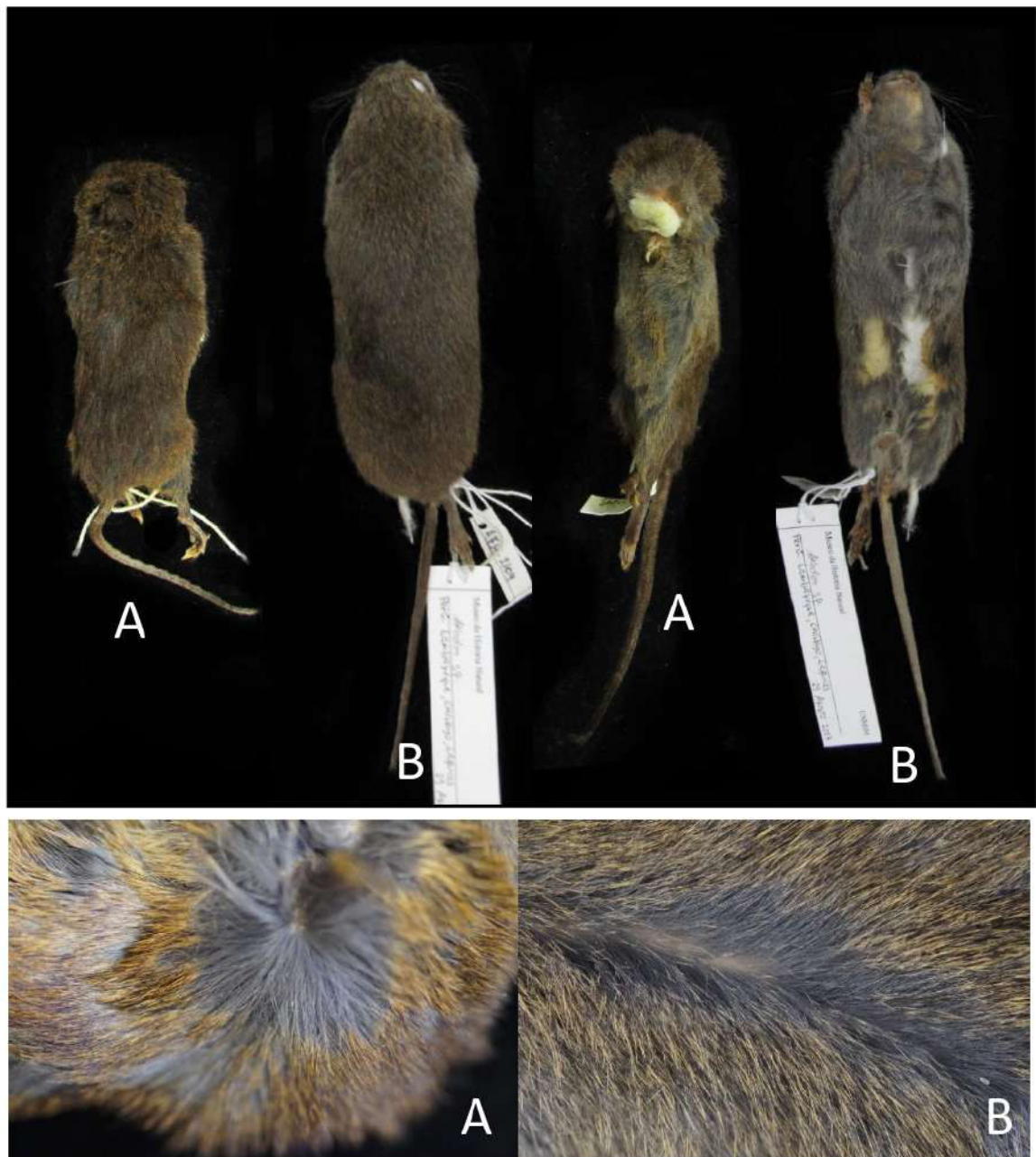


Figura 4. Comparación de coloración de piel. Arriba: coloración dorsal y ventral de *Akodon* sp. "Chinguela" (A) y *Akodon mollis* s.s. (B). Abajo: Coloración de la base y puntas en los pelos dorsales; las puntas presentan coloración marrón en *Akodon* sp. "Chinguela" y grisácea en *Akodon mollis* s.s.

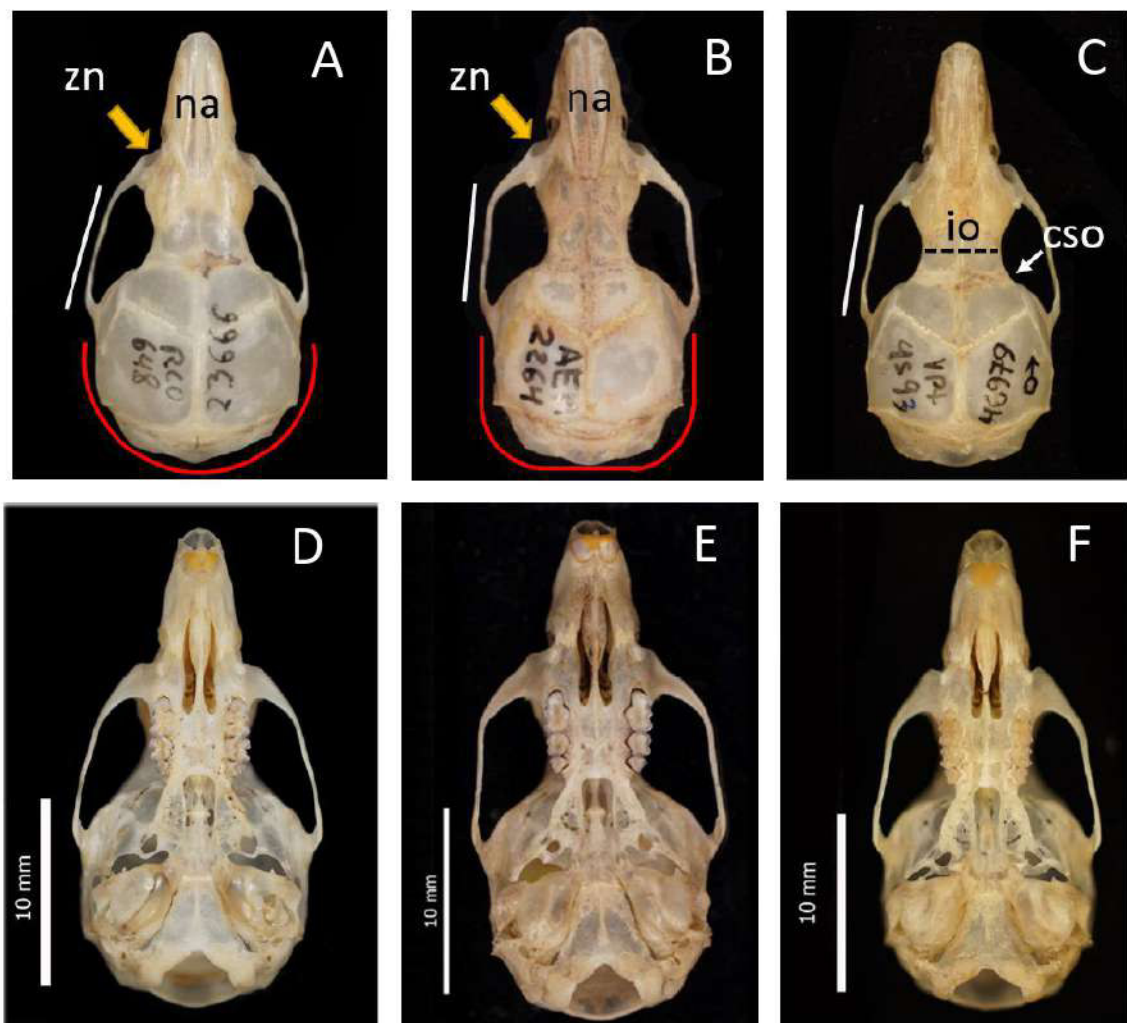


Figura 5. Comparaciones de cráneos en vista dorsal (fila superior) y ventral (fila inferior) de los cráneos de especímenes estudiados. De izquierda a derecha: *Akodon* sp. “Chinguela” (MUSM 23666), *Akodon mollis* s.s. (AEM 2264) y *Akodon orophilus* (MUSM 46979). Los contornos en color rojo demarcan la forma de la bóveda craneal y las líneas de color blanco muestran la divergencia posterior de los arcos cigomáticos. Zn: muesca cigomática, na: nasales, cso: cresta supraorbital, io: región interorbital.

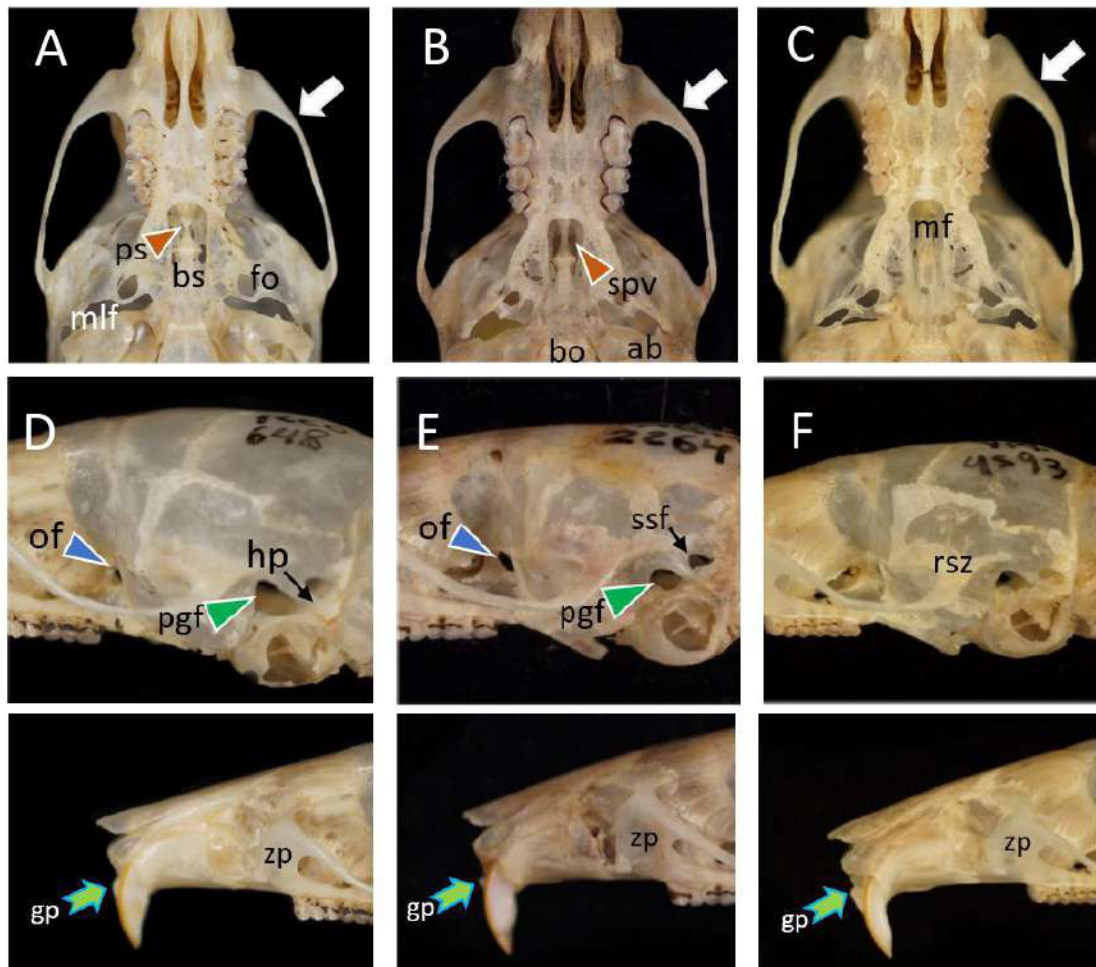


Figura 6. Comparaciones de cráneos en vista ventral (A, B y C) y lateral (D, E y F) de los cráneos de especímenes estudiados. De izquierda a derecha: *Akodon* sp. “Chinguela” (MUSM 23666), *Akodon mollis* s.s. (AEM 2264) y *Akodon orophilus* (MUSM 46979). En la primera fila, las flechas blancas señalan la divergencia del cigomático. En la segunda fila los triángulos verdes indican el tamaño del foramen postglenoideo y los azules, la distinta dimensión del foramen óptico entre los especímenes. ab: bulla auditiva, bo: basioccipital, ps: presfenoides, bs: basiesfenoides, mlf: foramen lacerado medio, pt: proceso del pterigoides, spv: vacuidades palatinas, rsz: raíz escamosal del cigomático, mf: foramen mesopterigoideo, pgf: foramen postglenoideo, ssf: fenestra subescamosal, fo: fosa oval, of: foramen óptico, zp: placa cigomática, gp: proceso gnático.

Los caracteres craneales dan evidencia de la distinción de los taxones entre sí. Los cráneos de *Akodon mollis sensu stricto* son más grandes que los de *Akodon* sp. “Chinguela” (Tabla 4), la bóveda craneana presenta una forma rectangular a diferencia de *Akodon* sp. “Chinguela”, en el cual adquiere una forma más bien globosa (Figura 5A y 5B).

En *Akodon mollis* s.s., la muesca cigomática es más profunda y los nasales son comparativamente más anchos en la parte anterior y ligeramente más cortos que los de *Akodon* sp. “Chinguela”, donde los nasales van adelgazando anteriormente hasta terminar en una fina y estilizada punta (Figura 5).

La divergencia posterior de los arcos cigomáticos es una característica que difiere considerablemente entre *Akodon mollis* s.s. y *Akodon* sp. “Chinguela”, en *Akodon mollis* s.s. no se observa divergencia y arcos cigomáticos son paralelos, mientras que en *Akodon* sp. “Chinguela”, los arcos divergen fuertemente hacia atrás de tal forma que describen una trayectoria oblicua muy amplia y le otorgan forma triangular (Figura 5 y 6). En *Akodon orophilus* la divergencia de los arcos cigomáticos es ligeramente inferior a *Akodon* sp. “Chinguela”. La fosa mesopterigoidea es amplia, redondeada y con bordes lisos sin presencia de una espina en *Akodon* sp. “Chinguela”, mientras que, en *Akodon mollis* s.s. es ligeramente más delgada y el borde anterior presenta forma casi rectangular, puede estar provisto de una espina pobremente desarrollada, en *Akodon orophilus* el ancho es similar al anterior, pero con una forma anterior sutilmente acorazonada, la espina también puede estar presente (Figura 6). En *Akodon* sp. “Chinguela” los bordes supraorbitales se muestran más pronunciados y generan un ligero esbozo de cresta supraorbital que no ha conseguido desarrollarse, en *Akodon mollis* s.s. los bordes de los supraorbitales son lisos y redondeados. La región interorbital es estrecha en *Akodon mollis* y gruesa en *Akodon* sp. “Chinguela” (Figura 5).

TABLA 4. Promedio de medidas de especímenes adultos de *Akodon mollis* s.s. y *Akodon* sp. “Chinguela”; listadas en apéndice 1. Todas las medidas están en milímetros (las abreviaturas se detallan en la sección análisis morfométrico del apartado de materiales y métodos). La media y desviación estándar se han colocado delante del paréntesis, los rangos de medidas obtenidos se colocan dentro de paréntesis seguido por el número de individuos N.

Variable	<i>A. mollis</i> s.s.	<i>Akodon</i> sp. “Chinguela”
TL	180.40 ± 14.67 (127 - 212) 52	183.04 ± 8.87 (162 - 198) 24
LC	75.75 ± 11.01 (28.5 - 99) 52	82.73 ± 5.70 (65 - 91) 24
HF	22.07 ± 1.60 (18 - 29) 52	22.56 ± 1.02 (21 - 25) 24
EL	15.45 ± 1.36 (10.5 - 18) 52	15.65 ± 1.27 (12 - 17) 24
BPB	2.75 ± 0.17 (2.45 - 3.09) 60	2.88 ± 0.12 (2.57 - 3.1) 25
ZB	13.70 ± 0.47 (12.67 - 15.05) 58	13.53 ± 0.29 (12.95 - 14.02) 24
BR	5.11 ± 0.25 (4.16 - 5.81) 55	4.84 ± 0.19 (4.51 - 5.32) 25
LN	10.02 ± 0.40 (9.02 - 10.95) 58	10.33 ± 0.33 (9.62 - 10.93) 24
BN	3.01 ± 0.18 (2.38 - 3.4) 60	2.88 ± 0.15 (2.62 - 3.26) 25
LOF	8.66 ± 0.30 (8.09 - 9.3) 60	8.45 ± 0.30 (7.83 - 9.08) 25
LIB	5.06 ± 0.20 (4.54 - 5.49) 60	5.47 ± 0.14 (5.2 - 5.7) 25
BB	11.97 ± 0.36 (11.02 - 12.7) 60	12.45 ± 0.26 (11.94 - 12.9) 24
GSL	26.67 ± 0.80 (25.15 - 28.17) 59	26.72 ± 0.50 (25.63 - 27.41) 23
CIL	24.82 ± 0.78 (23.32 - 26.72) 59	24.41 ± 0.52 (23.48 - 25.16) 24
CML	16.65 ± 0.55 (15.65 - 17.97) 59	16.25 ± 0.30 (15.43 - 16.68) 24
ZPB	2.32 ± 0.20 (1.78 - 2.83) 60	2.11 ± 0.13 (1.86 - 2.38) 25
HBC	8.57 ± 0.28 (7.71 - 9.14) 58	8.71 ± 0.20 (8.33 - 9.04) 24
DL	6.99 ± 0.29 (6.4 - 7.74) 60	6.96 ± 0.26 (6.52 - 7.37) 25
LIF	6.02 ± 0.28 (5.5 - 6.72) 60	5.87 ± 0.24 (5.47 - 6.56) 25
BIF	2.01 ± 0.11 (1.73 - 2.32) 60	2.05 ± 0.10 (1.78 - 2.28) 25
LM	4.46 ± 0.20 (4.01 - 5.02) 60	4.43 ± 0.15 (4.18 - 4.7) 25
BM1	1.28 ± 0.07 (1.04 - 1.39) 60	1.23 ± 0.05 (1.14 - 1.31) 25
DI	1.31 ± 0.06 (1.16 - 1.44) 60	1.31 ± 0.05 (1.23 - 1.42) 25
RL	8.98 ± 0.33 (8.37 - 9.7) 59	9.31 ± 0.27 (8.71 - 9.8) 24
MFW	1.53 ± 0.14 (1.2 - 1.98) 60	1.76 ± 0.09 (1.5 - 1.94) 25
LOB	4.07 ± 0.21 (3.64 - 4.6) 59	4.02 ± 0.15 (3.78 - 4.31) 25
OCB	6.56 ± 0.31 (5.92 - 8.39) 58	6.58 ± 0.18 (6.28 - 6.95) 24

5.2. Análisis morfométrico

Análisis de Variación no geográfica

Se empleó el test de Kolmogorov-Smirnov para evaluar la normalidad debido a que el total de muestras por grupo es mayor a 50. El test de Kolmogorov-Smirnov y la prueba de Levene para homogeneidad de varianzas comprobaron la normalidad y homocedasticidad respectivamente de 20 medidas cráneo-dentales, en base a 23 medidas iniciales de las UTOs (Tabla 5).

TABLA 5: Prueba de Normalidad usando el test de Kolmogorov-Smirnov. * = Nivel de significancia $p < 0.05$

Variables	Kolmogorov-Smirnov ^a	Prueba de Levene	
	Sig.	F	Sig.
BPB	0.200	7.052	0.009
ZB	0.200	3.346	0.071
BR	0.200	1.291	0.259
LN	0.200	1.103	0.297
BN	0.200	0.505	0.479
LOF	0.200	0.135	0.714
LIB	0.200	3.695	0.058
BB	0.090	3.312	0.072
GSL	0.200	5.209	0.025
CIL	0.199	3.403	0.069
CML	0.002*	11.951	0.001
ZPB	0.200	4.765	0.032
HBC	0.200	2.131	0.148
DL	0.200	0.048	0.827
LIF	0.200	1.830	0.180
BIF	0.015*	0.893	0.347
LM	0.200	1.572	0.213
BM1	0.176	2.149	0.146

TABLA 5: Continuación

Variables	Kolmogorov-Smirnov ^a	Prueba de Levene	
	Sig.	F	Sig.
DI	0.200	0.836	0.363
RL	0.200	0.889	0.349
MFW	0.200	7.429	0.008
LOB	0.200	1.587	0.211
OCB	0.001*	0.348	0.557

Según los resultados obtenidos, las medidas longitud cóndilo molar (CML), ancho del foramen incisivo (BIF) y ancho del cóndilo occipital (OCB) no cumplen con los supuestos de normalidad e igualdad de varianzas, por lo cual, no fueron tomados en cuenta para las pruebas de análisis estadísticos.

Análisis de Variación geográfica

Se evaluó la variación entre la población de *Akodon* sp. "Chinguela" vs *Akodon mollis sensu stricto*. Para este análisis se tomaron en cuenta únicamente individuos categorizados como adultos o subadultos y de ambos sexos: 25 y 60 individuos respectivamente.

- Análisis de Componentes Principales

En la tabla 6 figuran las componentes PC1, PC2 y PC3, PC4 y PC5, por tener un valor porcentual de la varianza superior a la unidad. Sin embargo, el análisis de componentes principales arrojó que las componentes PC1, PC2 y PC3 son las que están influenciando de manera contundente en el análisis. Por ello se realizó un análisis de la PC1 versus la PC2 (Figura 7), de la PC1 versus la PC3 (Figura 8) y de la PC2 versus la PC4 (Figura 9).

TABLA 6. Cargas factoriales de las cinco primeras componentes del Análisis de componentes principales (PCA) de variables craneales. Los números en negrita indican el eigenvector de la variable que explica la mayor parte de la varianza para cada componente.

Variables	Eigenvectors				
	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
BPB	0.056	0.136	0.024	0.121	0.061
ZB	0.267	-0.043	0.629	0.229	-0.122
BR	0.084	-0.144	0.023	0.720	-0.050
LN	0.226	0.354	-0.421	0.169	-0.268
BN	0.055	-0.092	0.026	0.124	0.063
LOF	0.188	-0.174	0.092	-0.061	-0.141
LIB	0.041	0.366	0.070	0.031	0.191
BB	0.117	0.550	0.390	-0.313	0.022
GSL	0.579	0.104	-0.061	0.043	-0.319
CIL	0.592	-0.363	-0.081	-0.333	0.385
ZPB	0.066	-0.205	0.122	0.057	-0.285
HBC	0.045	0.190	0.232	0.292	0.422
DL	0.183	0.001	-0.151	0.089	0.404
LIF	0.169	-0.049	-0.098	-0.041	-0.031
LM	0.078	-0.009	0.144	-0.170	-0.369
BM1	0.007	-0.032	0.058	-0.055	-0.066
DI	0.018	-0.014	0.013	0.005	-0.030
RL	0.199	0.301	-0.321	0.124	0.022
MFW	0.043	0.203	0.067	-0.048	0.009
LOB	0.113	-0.046	0.131	0.086	0.176
% Varianza	60.21	12.77	5.50	4.35	2.75

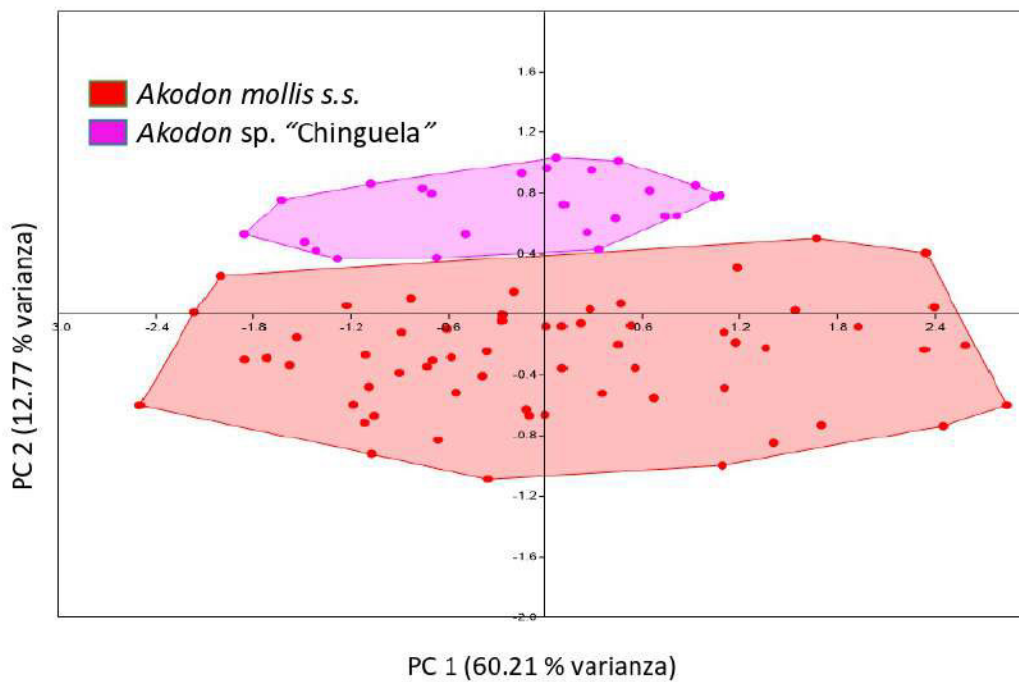


Figura 7. Gráfica del análisis de componente principales para las componentes 1 y 2 (PC1 vs PC2).

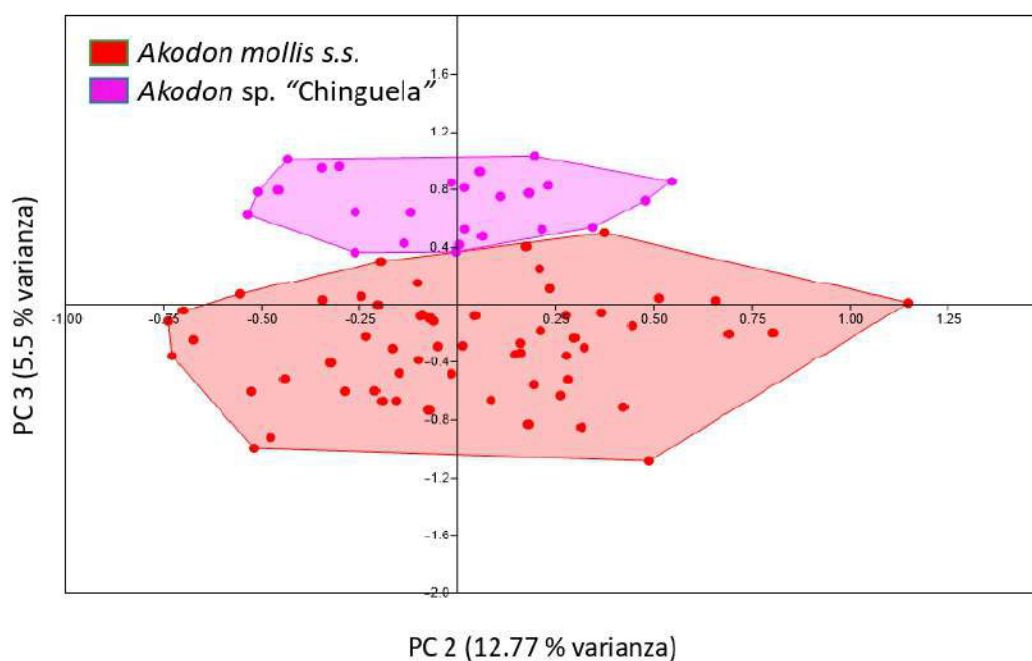


Figura 8. Gráfica del análisis de componente principales para las componentes 2 y 3 (PC2 vs PC3).

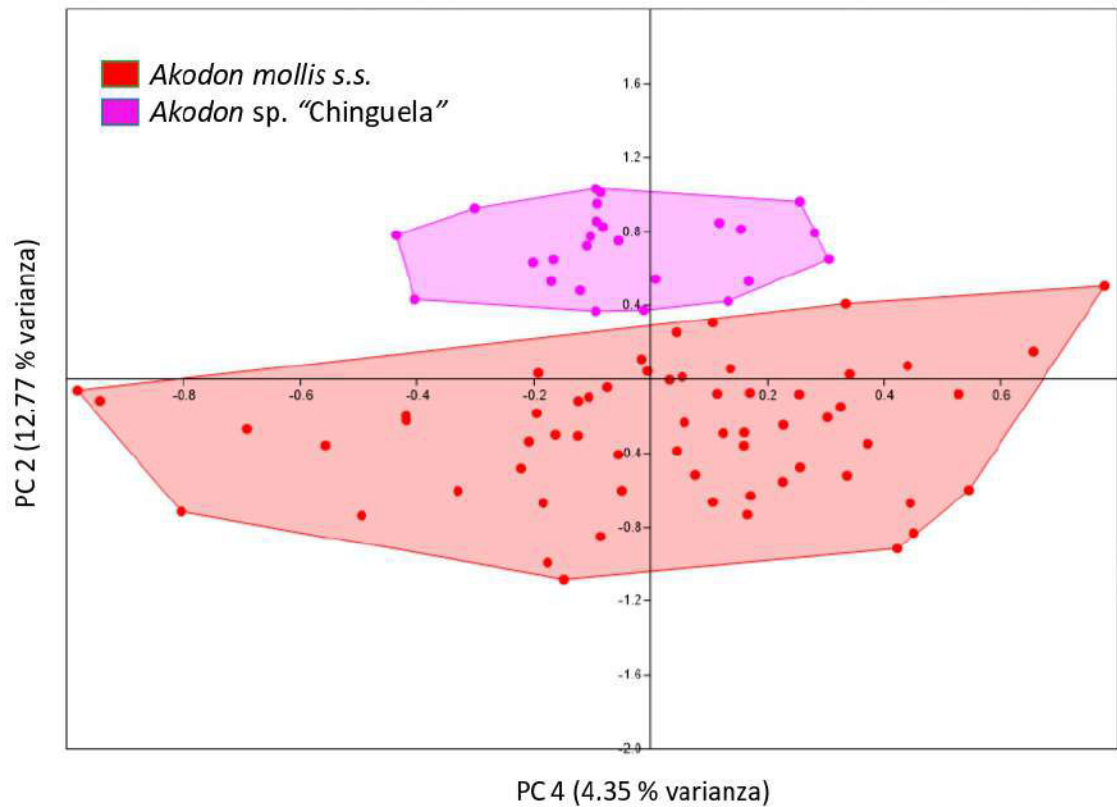


Figura 9. Gráfica del análisis de componente principales para las componentes 2 y 4 (PC2 vs PC4).

El análisis de MANOVA nos permite conocer si las medidas de cada variable son distintas en cada grupo. En el análisis MANOVA realizado se obtuvo un Wilks' lambda ($\lambda = 0.01164$) < 0.05 , lo cual indica que las variables son significativas para diferenciar morfométricamente los grupos y tienen valor discriminante, por lo que las varianzas son distintas.

5.3. Análisis molecular

Para la reconstrucción filogenética empleando citocromo b, se utilizaron los métodos de Máximo Likelihood (ML) e Inferencia Bayesiana (BA) (Figuras 11 y 13). Las secuencias de Citocromo b que fueron generados para nuevos individuos en el presente estudio fueron combinadas con las secuencias obtenidas del Genbank, para un total de 72 secuencias de citocromo b y 5 secuencias de taxones usados como grupo externo.

Como resultado, se recupera el grupo *Akodon aerosus*, con las especies que lo conforman actualmente (*A. aerosus*, *A. albiventer*, *A. affinis*, *A. mollis*, *A. orophilus*, *A. surdus*, y *A. torques*). Se observa que, dentro del grupo de *Akodon mollis*, los especímenes de *Akodon* sp. “Chinguela” se separan en un clado diferente de *A. mollis* s.s.; esta separación presenta un bajo soporte (61%-ML) en el árbol construido por el método de Maximun Likelihood, mientras que el árbol filogenético construido por método de análisis bayesiano respalda dicha separación con un soporte moderado (94%).

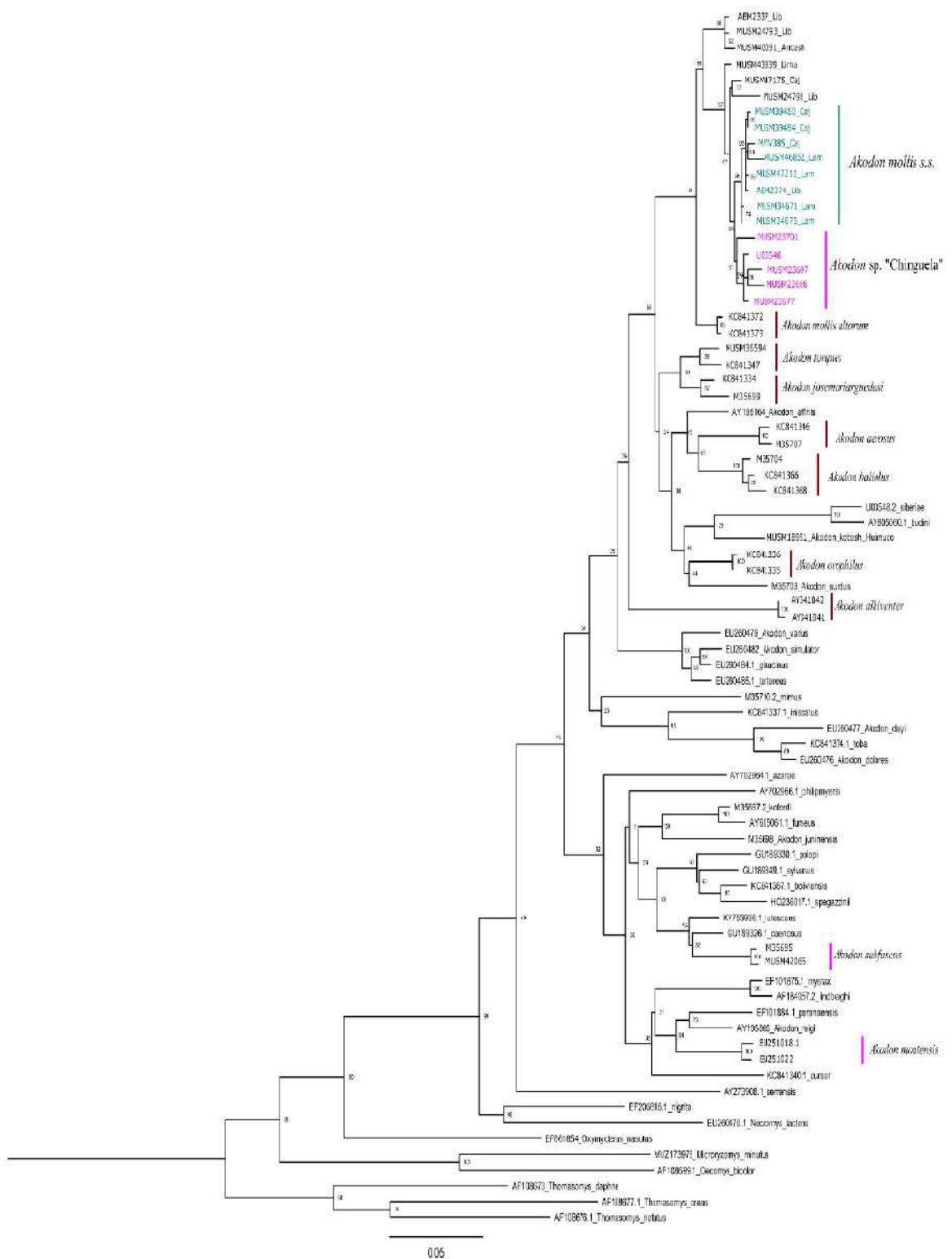


Figura 10. Árbol filogenético de *Akodon* obtenido con el método de Maximun Likelihood, mostrando la agrupación de especies.

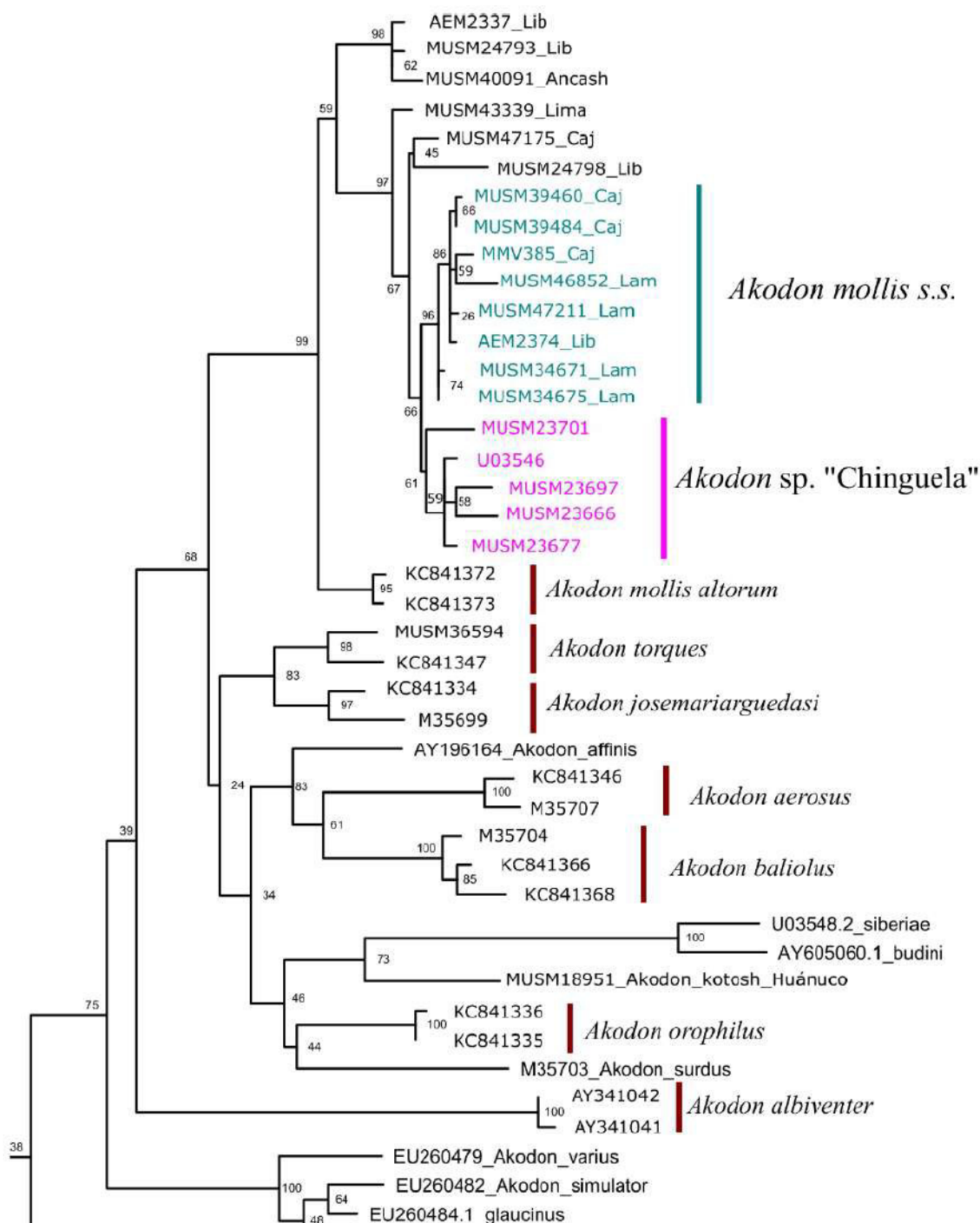


Figura 11. Ampliación del clado *A. aerosus* del árbol filogenético obtenido con el método de Maximun Likelihood, mostrando las especies del grupo *aerosus*. Los números en las ramas representan los valores de bootstrap (BS). BS $\geq 90\%$ indican clados con buenos soportes. $70 \leq BS < 90\%$ moderadamente soportados y BS $< 70\%$ y bajo soporte.

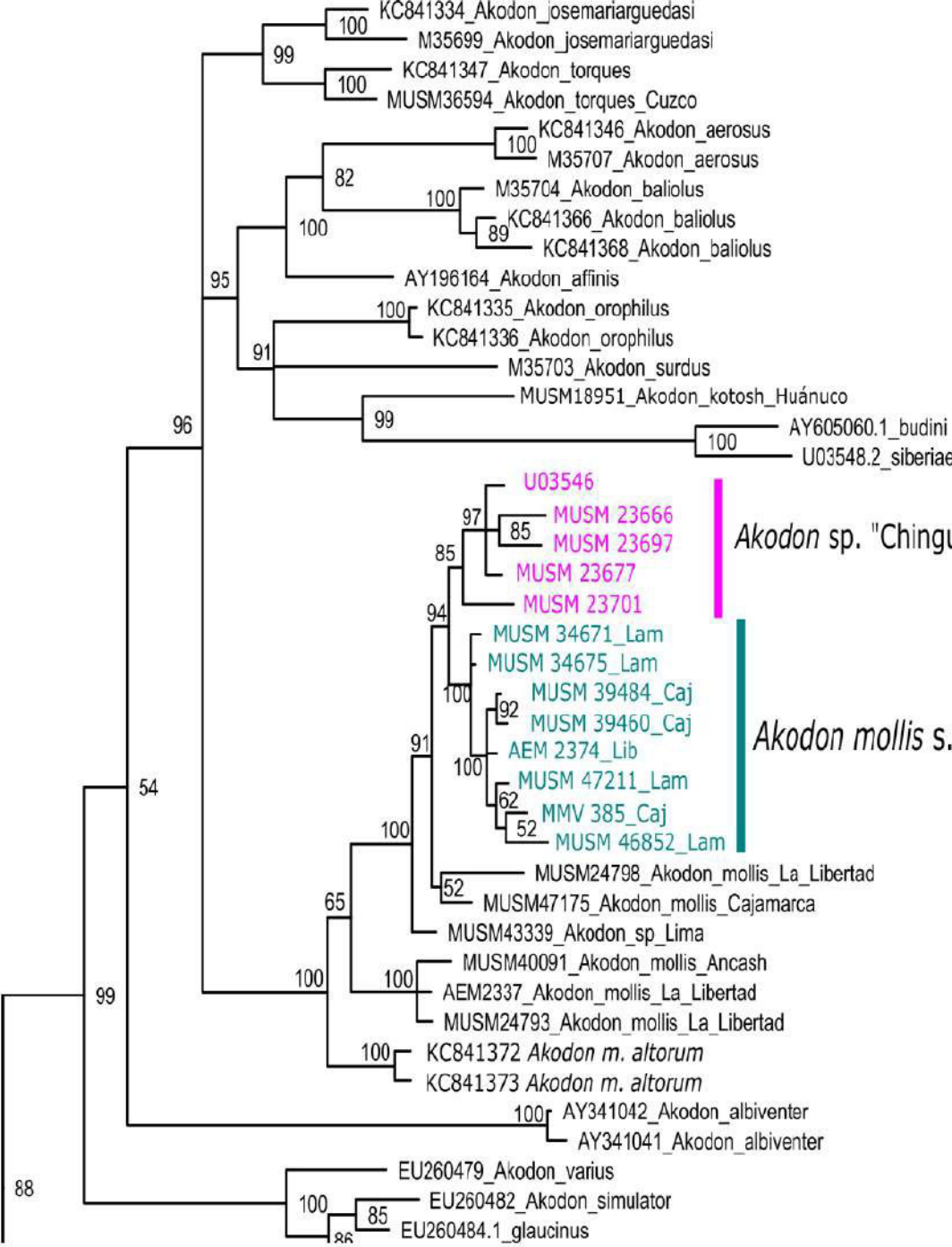


Figura 13. Ampliación del clado *Akodon aerosus* del árbol filogenético obtenido con el análisis Bayesiano. Los números en las ramas representan las probabilidades posteriores (PP) en porcentaje. PP $\geq 95\%$ indican clados con buen soporte.

TABLA 7. Distancias genéticas promedio entre grupos halladas mediante el programa MEGA v7.0.14, dentro del grupo *aerosus* (debajo de la diagonal formada por las celdas celestes) y las desviaciones estándar (sobre las celdas coloreadas en diagonal).

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	<i>A. josemarguedasi</i>		1.0	1.1	1.0	1.0	1.2	0.8	1.0	1.2	1.0	1.0	1.0	1.4	1.4
2	<i>A. albiventer</i>	7.4		1.6	1.5	1.6	1.6	1.5	1.5	1.7	1.4	1.5	1.5	1.6	1.7
3	<i>A. aerosus</i>	10.1	13.3		1.0	1.1	1.2	1.1	1.1	1.3	1.1	1.2	1.2	1.6	1.6
4	<i>A. baliolus</i>	9.3	11.4	6.8		1.2	1.3	1.0	1.0	1.4	1.1	1.1	1.2	1.7	1.6
5	<i>A. orophilus</i>	8.6	12.2	7.4	7.6		1.1	1.0	1.1	1.1	1.1	1.2	1.2	1.5	1.3
6	<i>A. surdus</i>	10.3	12.8	7.7	9.2	6.7		1.2	1.2	1.3	1.2	1.2	1.3	1.7	1.6
7	<i>A. torques</i>	6.7	10.9	8.4	7.2	6.5	8.5		1.0	1.1	1.0	1.0	1.0	1.5	1.5
8	<i>A. affinis</i>	8.8	11.2	6.7	5.9	7.1	7.8	7.1		1.2	1.2	1.1	1.2	1.5	1.6
9	<i>A. kotosh</i>	9.6	12.6	8.9	10.5	6.7	9.1	7.4	8.5		1.3	1.3	1.4	1.4	1.3
10	<i>A. m. altorum</i>	8.1	10.6	7.2	7.1	6.6	7.9	6.5	7.3	8.6		0.7	0.8	1.6	1.5
11	<i>A. sp. "Chinguela"</i>	8.5	11.2	8.3	8	7.9	8.8	6.1	7.5	9.9	3.5		0.4	1.6	1.6
12	<i>A. mollis_s.s.</i>	8.9	11.6	8.8	8.3	8.5	9.4	6.7	8.2	10.5	4	1.5		1.7	1.7
13	<i>A. budini</i>	12.2	12.3	12.6	13.4	10.6	13.2	11.8	11.4	10.3	12.3	13	13.6		0.9
14	<i>A. siberiae</i>	12.2	13.6	12.8	12.7	9.1	12.9	11.9	12	10.1	11.4	13	13.5	3.9	

La distancia genética entre *Akodon mollis* s.s. y *Akodon* sp. "Chinguela", arroja un resultado de 1.5 (en negrita) la cual es considerada baja. Sin embargo, existen especies de *Akodon* reconocidas actualmente como especies distintas, a pesar de presentar distancias genéticas bajas.

5.4. Taxonomía

Akodon mollis sensu stricto

Hesperomys olivaceus: Thomas, 1882:110; part; not *Mus olivaceus* Water house.

Acodon mollis Thomas, 1894b:363; type locality "Tumbez, [Tumbes,] N Peru."

[*Akodon (Akodon)*] *mollis*: E.- L. Trouessart, 1897:538; name combination.

Akodon mollis altorum Thomas, 1913b:404; type locality "Cañar. Alt. 2600 m," Cañar, Ecuador.

Akodon mollis mollis: Gyldenstolpe, 1932a:106; name combination.

Akodon mollis fulvescens Hershkovitz, 1940:2; type locality "Valle El Río Mira, municipio de La Carolina, Ibarra, Provincia Imbabura, Ecuador; subtropical forest of the western slope of the western Andes; altitude about 900 meters." (Patton *et al*, 2015).

Holotipo: Espécimen macho adulto (edad IV) catalogado en el British Museum (B.M. No. 85.4.1.49.), colectado por Coll. Dr. J. Stolzmann el 2 de julio de 1846. El espécimen se conserva en cráneo y el cuerpo preservado en alcohol de 70°. (Figura 14).

Localidad tipo: Perú: Departamento de Tumbes.

Diagnosis: *Akodon mollis* es un roedor de tamaño pequeño que presenta la siguiente combinación de caracteres: Cráneo con forma rectangular sin ensanchamiento en la parte posterior, no existe presencia de crestas supraorbitales y la constricción interorbital es comparativamente estrecha, los nasales son anchos, trancos en la parte anterior y

relativamente amplios en la parte distal, foramen incisivo en forma de lira que penetra ligeramente más allá del paracono; foramen postglenoideo ligeramente de mayor tamaño que la fenestra subescamosal, proceso hamular del escamoso más o menos corto, puede ser ancho o delgado, foramen postglenoideo de forma de medialuna.

Descripción: Presenta un tamaño pequeño, el pelaje dorsal es suave poco denso variando de coloración entre oliva y grisáceo; la línea lateral (si está presente) es muy estrecha y apenas distinguible; Las patas traseras y delanteras son delgadas y pequeñas y en su superficie dorsal presentan un color marrón a gris más claro que el cuerpo, cubierto con pelos bandeados de color más oscuros; penacho inguinal grisáceo o marrón claro. Cola moderadamente peluda y corta, aproximadamente menos del 50% del largo corporal total, puede ser bicoloreado o unicoloreada con pelos más oscuros.

Cráneo (Figura 14): En vista dorsal: Cráneo con forma rectangular y rostro robusto y de forma cónica; la región interorbital es estrecha y sutilmente más amplia que el hocico, la parte más estrecha los bordes supraorbitales lisos y casi paralelos hacia la parte posterior. Nasaes anchos que se extienden posteriormente hasta la altura de la sutura entre el maxilar, frontal y lacrimal o menos, los bordes anteriores de los nasaes son redondeados y los posteriores irregularmente redondeados se extienden detrás de la sutura entre el premaxilar-maxilar-frontal y la sutura maxilar-frontal-lacrimal. Las suturas entre los huesos premaxilar y frontal son cortas y separadas; la muesca cigomática es moderadamente desarrollada y más o menos profunda; los lacrimales presentan forma triangular, la mitad se adhiere al hueso frontal y la otra mitad al hueso cigomático; los "beads" interorbitales son moderadamente desarrollados; el hueso interparietal muy estrecho aislado del hueso escamoso por el contacto de los huesos parietales con el hueso occipital. **En vista lateral:** El cráneo es aplanado. El proceso gnático del

premaxilar es pequeño pero conspicuo y presenta una punta ligeramente acuminada; el ancho de la raíz maxilar del cigomático angosto y equivale a la cuarta parte de la longitud de la hilera molar superior; la placa cigomática es ancha, poco más del doble del grosor de la raíz escamosal del cigomático, con el margen anterior recto o casi recto y un borde posterior que alcanza el inicio de los protoconos de los primeros molares (M1); el foramen etmoidal está localizado a la altura del borde anterior de M3, mientras que el foramen esfenopalatino está localizado a la altura del borde anterior de M2; los etmoturbinales no tienen un aspecto inflado, son de forma irregular y su tiene un ancho cercano a la mitad de la longitud de M3; el “strut” del aliesfenoides varía en grosor y tamaño, pero siempre está presente; presenta patrón de circulación carotídea 1 (Voss 1988). **En vista ventral:** Los diastemas maxilar y mandibular son planos y alargados; el foramen es largo y se extiende posteriormente más allá del margen anterior del M1 y alcanza los protoconos o va más allá en algunos casos, el tabique o “septum” es muy estrecho y diverge hacia la parte posterior; la sutura maxilar-palatino se encuentra ubicada entre el protocono y el hipocono de M2; las vacuidades esfenopalatinas son relativamente grandes y alargadas con bordes irregulares, ocupando el área del basiesfenoides y presfenoides; el presfenoides es estrecho y alargado con bordes anteriores convergentes; la fosa mesopterigoidea es amplia siendo subigual a la amplitud de foramen incisivo; los procesos parapterigoideos son casi paralelos, solo llegando a divergir muy sutilmente hacia atrás y, lateralmente, alcanzan el nivel de la mitad del foramen ovale; el foramen oval es amplio y ovoide, su ancho igual o supera dos veces el tamaño de M3; el foramen lacerado medio es estrecho, menos de la mitad de la longitud del M2 en la mayoría de especímenes revisados; las bullas son medianas y de forma más o menos globular; las hendiduras del basioccipital son poco profundas haciendo que la línea media del mismo sea conspicua. El borde anterior del foramen magnum es obtuso y en forma de v.

Distribución: *Akodon mollis* s.s. se distribuye desde el noroeste del Perú hasta el norte de Ecuador y ocupa un extenso rango de elevación desde el nivel del mar hasta los 4900 msnm (Patton *et al.* 2015). Las poblaciones se encuentran distribuidas a lo largo de la costa del pacífico y también al lado de los andes. En la parte norte del Perú, sus poblaciones abarcan la parte oeste del río Marañón. Además, se considera una población existente en el departamento de Tacna que se encuentra aislada, ubicada en el desierto de Tacna. Sin embargo, para las poblaciones más al norte su distribución se acorta y restringe a las zonas de elevaciones más altas en ambos lados de la cordillera de los andes, y en todos los valles interandinos cerca de zonas nevadas.

Subespecies: Actualmente se consideran tres subespecies de *Akodon mollis* propuestos por Hershkovitz (1940), quien estudio su variación morfológica en relación con la geográfica y las dividió en base la coloración y algunas diferencias cráneo-dentales: *A. m. mollis* del noroeste de Perú, *A. m. altorum* y *A. mollis fulvescens*, los dos últimos se distribuyen en Ecuador.

Historia Natural: *Akodon mollis* es una especie que ocupa hábitats muy variados y sus rangos altitudinales son bastante amplios, pudiéndosele encontrar desde el nivel del mar hasta los casi 5000 msnm. Áreas costeras desérticas, bosques montanos, bosques de vegetación decidua y semidecidua o laderas o pastizales a gran elevación a ambos lados de los Andes, son los hábitats en los que se desenvuelve (Patton *et. al.* 2015). Sin embargo, se suele encontrar con mayor frecuencia en pastizales y hábitats arbustivos alrededor de los 2000 msnm (Voss, 2003).



Figura 14. Fotografías de vista dorsal, ventral y lateral del cráneo del holotipo de *Akodon mollis* (B.M. No. 85.4.1.49), departamento de Tumbes.

Akodon sp. "Chinguela"

Holotipo. — Espécimen macho subadulto (edad III) catalogado en el Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM 23666), colectado por Richard Cadenillas el 27 de abril del 2006 (número de campo original RCO 648). El espécimen se conserva en cráneo y el cuerpo preservado en alcohol de 70°. (Figura 15).

Paratipos. — 13 especímenes machos (MUSM 23663-23670, 23673, 23674, 2367, 23679, 23681) y 6 hembras (MUSM 23671, 23672, 23675, 23676, 23678, 23680), los cuales están preservados como cráneo, carcasa y/o esqueleto.

Localidad tipo. — Perú: Departamento de Piura, Provincia de Huancabamba, Distrito El Carmen de la Frontera, localidad de Cerro Chinguela (5° 7' 29.82" S, 79° 23' 24.216" W) 2960 m de elevación.

Diagnosis. — Especie del género *Akodon* tamaño pequeño con la siguiente combinación de caracteres: Cráneo con crestas supraorbitales ligeramente conspicuas casi sin elevación y área interorbital grueso comparado con *Akodon mollis* s.s., bóveda craneana de forma globosa, nasales delicados y terminados en una punta fina, foramen incisivo en forma de lira que penetra ligeramente más allá del paracono; fenestra subescamosal muy reducida en comparación con el foramen postglenoideo que presenta casi el doble de tamaño que la primera, proceso hamular del escamoso más o menos corto y ancho, foramen postglenoideo de forma triangular, proceso paraoccipital pequeño.

Descripción. — Los individuos de la población *Akodon* sp. "Chinguela" se caracterizan por presentar el pelaje dorsal "Brunt umber"; el patrón de coloración ventral es bicoloreado con la base grls y las puntas "cinamon Brown"; la coloración lateral nos es muy contrastante. La longitud de la cola es siempre menor a la longitud del cuerpo y en

la mayoría de especímenes no presenta un fuerte contraste dorso-ventral por lo que da la apariencia unicolorada, los pelos de la cola son cortos por lo que no es muy hirsuta. Las patas son delgadas, con una mancha marrón oscura en el pelaje dorsal, estas manchas pueden ser tenues o muy marcadas; la superficie plantar es oscura en todos los casos, las otras almohadillas son pequeñas, redondas y no muy carnosas; los dedos son relativamente cortos y presentan penachos de pelos más claros y largos en las uñas, las uñas son prominentes y gruesas.



Figura 15. Cuerpo del holotipo (MUSM 23666) depositado en el Museo de Historia Natural de la UNMSM.

El cráneo es globoso (**Figura 16**). En vista dorsal los nasales son medianamente gruesos y ligeramente más largos que los especímenes de *Akodon mollis* s.s.; los bordes posteriores de los nasales son redondeados y terminan en una estilizada punta de forma redondeada en la mayoría de los casos, se ubican detrás de la unión maxilar-frontal, la sutura entre el maxilar y frontal presenta largas y numerosas crestas; la muesca cigomática es medianamente profunda; los lacrimales son pequeños y pueden presentar

redondeada a triangular, presenta un ligero esbozo de crestas supraorbitales no desarrolladas a nivel de la región interorbital; la región interorbital es amplia y diverge fuertemente hacia atrás.

El patrón circulatorio es del tipo primitivo, patrón 1 de Voss (1988); la fenestra subescamosal es muy reducida y el foramen postglenoideo con forma triangular lo supera en proporción de 1:2, el proceso hamular relativamente corto y grueso; el proceso paraoccipital pequeño y curvado.

En vista ventral, el foramen incisivo es largo y con los lados un tanto sinuosos otorgándole una apariencia un tanto lirada, penetra ligeramente más allá del paracono. El paladar presenta un par de vacuidades posteriores a nivel de M2, una o varias vacuidades posterolaterales de tamaño pequeño y poco profundas, y anteriores al borde de la fosa mesopterigoidea; la fosa mesopterigoidea es bastante ancha y no presenta una espina en la parte anterior media, lo que le otorga una forma lirada; el ancho del foramen lacerado es igual o más amplio que la longitud de M2, La bula timpánica es globular.

En la dentición, se observa que la hilera maxilar es corta, los molares son angostos. El M1 presenta una forma casi oval, el anterocono no presenta flexo anteromedial.

En la mandíbula el proceso capsular está moderadamente desarrollado y llega a nivel del proceso coronoides, el cual presenta una prolongación delgada. La muesca mandibular, entre el proceso condilar y angular es cóncava pero no muy profunda. El foramen mentoniano está ubicado en el borde dorsal del diastema.

Distribución. - El nuevo taxón se distribuye solo al norte del Perú en los departamentos de Piura y Cajamarca, al norte de la Depresión de Huancabamba.

Historia Natural. – *Akodon* sp. “Chinguela” se distribuye en el Nororiente de Perú, al norte de la depresión de Huancabamba, en zona de yungas en Carmen de la Frontera

en Piura y se extiende a la zona norte de Cajamarca (San Ignacio). En un rango altitudinal que varía entre los 2160 y 3190 msnm (Datos conocidos hasta el momento).



Figura 16. Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo de *Akodon* sp. "Chinguela" (MUSM 23666).

6. DISCUSIÓN

Los análisis integrados de morfología y morfometría sugieren que la población denominada *Akodon* sp. "Chinguela" representa una especie nueva, concordando con el resultado presentado por Luna (2012) quien empleó unas pocas muestras de este taxón. Sin embargo, esta autora presenta al taxón solo como una variación evolutiva reciente y no como una categoría taxonómica nueva para la población de *Akodon* sp. "Chinguela", probablemente porque su trabajo estaba basado en un enfoque biogeográfico- evolutivo y no taxonómico.

Los factores sexual y etario son tomados en cuenta para realizar este estudio, debido a que una variación en estos puede afectar a la diferenciación dentro de las poblaciones. De este estudio se desprende que el sexo no está implicado en algún tipo de diferenciación dentro de las poblaciones, corroborando trabajos previos que se hicieron en este grupo de Akodontinos (Myers *et al.*, 1990; Alvarado-Serrano, 2005; De Conto y Cerqueira, 2007; Jiménez, 2013), donde tampoco se halló dimorfismo sexual significativo. Sin embargo, existen otras especies del género *Akodon* que sí presentan una diferenciación sexual marcada, como lo establece Geise (2005) para las especies *Akodon cursor* y *Akodon montensis*, donde los machos son más grandes que las hembras en todas las dimensiones craneales; esto podría deberse a la selección intersexual (Contreras *et al.*, 2016). Con referencia a la edad se halló especial variación morfológica entre aquellos especímenes que ostentaban una edad juvenil (edades uno y dos) de los que se consideran adultos (edades tres cuatro y cinco), como lo han reportado algunos autores para otros miembros del género *Akodon* (Myers, 1989; Myers *et al.*, 1990; Jiménez, 2013).

Por su parte, los resultados morfológicos evaluados, detallan las grandes diferencias encontradas para la especie aquí reportada y *Akodon mollis*, respaldado por los resultados que se obtuvieron del análisis morfométrico, en el que las gráficas del análisis de Componentes Principales muestran la clara segregación de *Akodon* sp. "Chinguela", diferenciado por 20 medidas significativas.

Los resultados moleculares sustentan que *Akodon mollis* es un complejo de especies, conformada por al menos tres especies: *Akodon mollis*, *Akodon* sp. "Chinguela" y *A. altorum*, aunque con una baja distancia genética (Tabla 7). Un conocimiento completo de este grupo requerirá un estudio taxonómico de otras poblaciones del Perú y Ecuador, y el empleo de otros marcadores moleculares. El uso de información cariotípica también ha demostrado resolución entre estas poblaciones (Hoekstra y Edwards, 2000; Silva *et al.*, 2006; Di-Nizo, 2017), pero, en este caso, no hay datos cariotípicos de *Akodon* sp. "Chinguela" y *A. altorum*.

El nuevo taxon *Akodon* sp. "Chinguela" se distribuye en la vertiente oriental de Perú, en las yungas de Carmen de la Frontera y alrededores, al norte de la depresión de Huancabamba. Por otro lado, la distribución de *Akodon mollis* s.s. es restringida a la costa, vertientes occidental y parte de puna en el norte del Perú, al sur y norte de la Depresión de Huancabamba.

Los análisis moleculares son robustos en reconocer a *Akodon altorum* como especie válida; sin embargo, falta la caracterización morfológica basada en el examen del holotipo y ejemplares de la localidad tipo.

Akodon mollis se encuentra distribuido en zonas arbustivas, de la costa y vertientes occidentales, y bosques altoandinos de *Polylepis*. Sin embargo, *Akodon* sp. Chinguela difiere en hábitat ya que fue colectada en bosques montanos. Esta gran diferencia de hábitats sugiere que estas especies probablemente no se encuentren en simpatria.

Se encontró también que la distribución de *Akodon mollis* y *Akodon* sp. Chinguela podría estar limitada por la Depresión de Huancabamba (DH), *A. mollis* al sur de la DH y *Akodon* sp. Chinguela al norte. Si bien este trabajo no estuvo diseñado para probar si la Depresión de Huancabamba es una barrera, los resultados coinciden con este rol. Otro argumento adicional sería que la depresión de Huancabamba favorece un proceso de especiación vicariante, que resultó en la separación de ambos taxones. Una prueba rotunda de este proceso requerirá muestreos adicionales a ambos lados de la depresión de Huancabamba, con análisis moleculares para demostrar el grado de divergencia entre ambos taxones. También es posible que las diferencias de hábitat hayan promovido un proceso de especiación.

Con respecto a los resultados moleculares, se sustenta que el grupo *aerosus* es monofilético, ratificando lo que anteriores autores han reportado (Hoekstra y Edwards 2000; Smith y Patton, 2007; Jayat *et al.*, 2010) y contradiciendo a Coyner *et al.* (2013), quien mediante un análisis filogenético de secuencias de ADNmt no obtuvo un clado monofilético, sino más bien uno que incluye a los miembros del grupo *aerosus* y cuatro miembros del grupo *varius* (*A. varios*, *A. simulator*, *A. tartareus* y *A. glaucinus*). Los miembros el clado monofilético obtenido en este estudio lo componen nueve especies: *A. aerosus*, *A. affinis*, *A. albiventer*, *A. budini*, *A. mollis*, *A. orophilus*, *A. siberiae*, *A. surdus* y *A. torques*.

7. CONCLUSIONES

- a) Se sugiere que *Akodon* sp. "Chinguela" sea reconocido como una nueva especie para el Perú, basado principalmente en las diferencias morfológicas conspicuas y el respaldo en morfométrico encontrados. Sin embargo, la exigua distancia genética hallada entre *Akodon mollis* s.s. y *Akodon* sp. "Chinguela", indica un cierto flujo génico entre las poblaciones.
- b) Basados en el punto anterior, *Akodon mollis* es a un complejo de especies conformado por *Akodon mollis*, *Akodon* sp. "Chinguela" y *A. altorum*; y cuyas poblaciones se encuentren en pleno proceso de especiación.
- c) La diferenciación de *Akodon* sp. "Chinguela" con respecto a *Akodon mollis sensu stricto* se debe a dos factores principales: 1.- La ocupación de hábitats distintos, ocupando *Akodon* sp. "Chinguela" las yungas de Carmen de la Frontera y alrededores y *Akodon mollis*, pastizales cerca a la costa y bosques montanos cerca de la cordillera de los Andes. 2.- La función de las barreras geográficas como son la Depresión de Huancabamba y el río del mismo nombre, cuya trayectoria encierra un hábitat determinado.
- d) Se postula a *Akodon altorum* como especie válida, basados en el análisis molecular obtenido.
- e) La distribución de *Akodon mollis* s.s. es restringida a la costa, vertientes occidental y parte de puna en el norte del Perú.

8. RECOMENDACIONES

- Es necesario realizar una posterior revisión y caracterización morfológica y morfométrica de muestras de *Akodon mollis altorum* y *Akodon mollis fulvescens* de Ecuador que respalden de manera robusta los resultados aquí obtenidos.
- Para complementar este estudio sobre *Akodon* sp. “Chinguela” se recomienda realizar colectas en localidades aledañas para de esta forma obtener información más precisa en cuanto a su distribución.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, C., Wood, P. L., Cusi, J. C., Guzmán, A., Huari, F., Lundberg, M., Mortensen, E., Ramírez, C., Robles, D., Suárez, J., Ticona, A., Vargas, V. J., Venegas, P. J., ... Sites, J. W. (2013). Integrative taxonomy and preliminary assessment of species limits in the *Liolaemus walkeri* complex (Squamata, Liolaemidae) with descriptions of three new species from Peru. *ZooKeys*, (364), 47-91. doi:10.3897/zookeys.364.6109.
- Alvarado-Serrano, D. F. (2005). Caracterización Morfométrica y Distribución del Genero *Akodon* (Muridae: Sigmodontinae) en Ecuador. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Quito, Ecuador, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. 175 pp
- Alvarado-Serrano, D. F., Luna, L.A., y Knowles, L. L. (2013). Localized versus generalist phenotypes in a broadly distributed tropical mammal: how is intraspecific variation distributed across disparate environments?. *BMC evolutionary biology*, 13(1), 1.
- Allen, J. A. (1905). The mammalia of southern Patagonia. En Reports on the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896– 1899. Vol. 3, Zoölogy, ed. W. B. Scott, Part 1, 1– 210, 29 pls. Princeton, NJ: Princeton University/Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Nägele).
- Amaka, J.I. (2014). Studies on the Karyotype of the Black Rat, *Rattus rattus*, Collected at the University of Nigeria Zoological Garden. *Journal of Pharmacy and Biological Sciences*. p-ISSN, 9: 2319-7676.
- Barquez, R.M., Williams, D.F., Mares, M.A. y Genoways, H.H. (1980). Karyology and morphometrics of three species of *Akodon* (Mammalia: Muridae) from northwestern Argentina. *Ann Carn Nat His* 49: 379-403.

- Barros, M.A., Liascovich, R., Gonzalez, L., Lizarralde, M. Reig, O.A. (1990). Banding pattern comparisons between *Akodon iniscatus* and *Akodon puer* (Rodentia, Cricetidae). *Mamm. Biol.* 55, 115-127.
- Bianchi, N.O., y Contreras, J.R. (1967). The chromosomes of the field mouse *Akodon azarae* (Cricetidae, Rodentia) with special reference to sex chromosome anomalies. *Cytogenetic and Genome Research*, 6(5): 306-313.
- Bianchi, N.O. (2002). *Akodon* sex reversed females: the never- ending story. *Cytogenetic and Genome Research*, 96:60– 65.
- Bianchi, N.O. y Merani, S. (1984). Cytogenetics of South American *Akodont* rodents (Cricetidae). X. Karyological distances at generic and intergeneric levels. *J. Mamm.* 65:206– 19.
- Bianchi, N.O., Merani, S. y Lizarralde, M. (1979). Cytogenetics of the South American *Akodont* rodents (Cricetidae). VI. Polymorphism in *Akodon Dolores* Thomas. *Genetica* 50:99– 104.
- Bianchi, N.O., Reig O.A, Molina, O.J. y Dulout, F.N. (1971). Cytogenetics of the South American *Akodont* rodents (Cricetidae). I. A progress report of Argentinian and Venezuelan forms. *Evolution* 25:724– 36.
- Bianchi, N.O., Vidal-Rioja, L. y Bianchi, M.S. (1973). Constitutive heterochromatin, G-bands and Robertsonian rearrangements in the chromosomes of *Akodon molinae* (Rodentia, Cricetidae). *Can. J. Genet. Cytol.* 15:855– 61.
- Bickmore, W.A. (2001). Karyotype Analysis and Chromosome Banding. In *Encyclopedia of Life Sciences*. pp. 1-7. London: Nature.
- Braun, J.K., Mares, M.A. y Ojeda, R.A. (2000). A new species of grass mouse, genus *Akodon* (Muridae: Sigmodontinae), from Mendoza Province, Argentina. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 65: 216–225.

- Bulatova, N.S. *et al.* (2009). Field protocols for the genomic era. *Comparative Cytogenetics* 3(1): 57-62.
- Cabrera, A. (1961). Catálogo de los Mamíferos de America del Sur. Vol. 2 Revista Museo Argentino Ciencias Naturales «Bernardo Rivadavia, Instituto Nacional de Investigación Ciencias Naturales, *Ciencias Zoológicas* 4: 308-732
- Carleton, M. y Musser, G. (1989) Systematics studies of Oryzomyine rodents (muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microryzomys*. Bulletin of the American Museum of Natural History, n° 191, p.83.
- Contreras, F., Escudero, H.J., Bonatto, F., Priotto, J. y Steinmann, A.R. (2016) Jerarquía de dominancia y elección de machos por parte de hembras en *Akodon azarae* (cricetidae: sigmodontinae): un estudio experimental. *Mastozoología Neotropical*, 23(2):389-400, Mendoza.
- Córdova, J.H. (1993). Estudios cariotípicos y problemas taxonómicos en el grupo de *Bufo spinulosus* (Amphibia: Anura). Tesis, Título Profesional de Biólogo, mención en Genética. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Mayor de San Marcos.
- Coyner, B.S., Braun, J.K., Mares, M.A. y Bussche, R.A. (2013). Taxonomic validity of species groups in the genus *Akodon* (Rodentia, Cricetidae). *Zool. Scr.* 42(4):335–50. doi:10.1111/zsc.12014.
- Crisci, J. y López, M. (1983). Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Washington, DC: Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. 119 p.

- Christoff, A. U., Fagundes V., Sbalqueiro I. J., M. S. Mattevi, y Yonenaga-Yassuda Y. (2000). Description of a new species of *Akodon* (Rodentia: Sigmodontinae) from southern Brazil. *Journal of Mammalogy*, 81:838-851.
- Darriba D., Taboada G.L., Doallo R. y Posada D. (2012). "*jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing*". *Nature Methods*, vol 9, n° 8, p. 772.
- De Conto, V. y Cerqueira, R. (2007). Reproduction, development and growth of *Akodon lindberghi* (Hershkovitz, 1990) (Rodentia, Muridae, Sigmodontinae) raised in captivity. *Braz. J. Biol.* 67: 707–713.
- D'Elía, G, E. M. González y Pardiñas U.F.J. (2003). Phylogenetic analysis of sigmodontine rodents (Muroidea), with special reference to the akodont genus *Deltamys*. *Mamm. Biol.* 68:351– 64
- Di-Nizo, C.B., Banci, K.R.S., Sato-Kuwabara, Y., Silva, M.J.J. (2017). Advances in cytogenetics of Brazilian rodents: cytotaxonomy, chromosome evolution and new karyotypic data. *Comparative Cytogenetics* 11(4): 833–892.
- Duellman, W.E. y J.B. Pramuk (1999). Anuran amphibians from the Cordillera de Huancabamba, northern Peru: Systematics, ecology, and biogeography.
- Ellerman, J. R. (1940). The families and genera of living rodents. Vol. 2. Family Muridae. London: Trustees of the British Museum (Natural History), xii + 690 pp.
- Fasanella, M. (2012). Variabilidad genética espacial y ecología molecular en dos especies de roedores del Archipiélago de Tierra del Fuego: *Ctenomys magellanicus*, especie nativa y *Castor canadensis*, especie invasora. Tesis, título de Doctor. Universidad de Buenos Aires, área Ciencias Biológicas.
- Ford, C.E. y Hamerton, J.L. (1956). A colchicine, hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes. *Stain technology* 31(6): 247-251.

- Geise, L., Astúa, D. y Sebastião, H. (2005) Morphometric differentiation and distributional notes of three species of *Akodon* (Muridae, Sigmodontinae, Akodontini) in the Atlantic coastal area of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, vol. 63, nº 1, p. 63-74.
- Gyldenstolpe, N. (1932). A manual of Neotropical sigmodont rodents. Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, ser. 3, band 11(3):1– 164, 18 plates.
- Herbreteau, V., Jittapalapong, S., Rerkamnuaychoke, W., Chaval, Y., Cosson, J.F. y Morand, S. (2011). Protocols for field and laboratory rodent studies. Bangkok: Kasetsart University Press, 51 p.
- Hershkovitz, P. (1940). Notes of the distribution of the akodont rodent, *Akodon mollis*, in Ecuador with a description of a new race. *Occas. Papers Mus. Zool., Univ. Michigan* 418:1– 3.
- Hershkovitz, P. (1990). Mice of the *Akodon boliviensis* size class (Sigmodontinae, Cricetidae), with the description of two new species from Brazil. *Fieldiana: Zool.* n.s., 57:1-35
- Hoekstra, H.E. y Edwards, S.V. (2000). Multiple origins of XY female mice (genus *Akodon*): phylogenetic and chromosomal evidence. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 267(1455): 1825-1831.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., y Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontología Electrónica*, 4, 9 p.
- Jayat, J.P., Ortiz, P.E., Salazar-Bravo, J., Pardiñas, U.F.J. y D'Elía G. (2010). The *Akodon boliviensis* species group (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in

- Argentina: species limits and distribution, with the description of a new entity. *Zootaxa* 2409:1– 61.
- Jiménez, C.F., Pacheco, V. y Vivas, D. (2013). An introduction to the systematics of *Akodon orophilus* Osgood, 1913 (Rodentia: Cricetidae) with the description of a new species. *Zootaxa* 3669(3), 223-242.
- Lessmann, J., Arrivillaga, J. y Aguilera, M. (2011). Caracterización molecular de poblaciones venezolanas de *Sigmodon hirsutus* (Rodentia: Cricetidae). *Revista de Biología Tropical*, 59(2), 795-807.
- Liascovich, R. y Reig, O.A. (1989). Low chromosomal number in *Akodon cursor montensis* Thomas, and karyologic confirmation of *Akodon serrensis* Thomas in *Misiones, Argentina*, *J. Mammal.* 70, 391-395.
- Lim, B.K. y Pacheco V. (2016). *Small non-volant mammals*. En *Core Standardized Methods for Rapid Biological Field Assessment* (Larsen T. H. ed.). Conservation International, Arlington, VA., p. 84-92.
- Lizarralde, M.S., Bianchi, N.O. y Merani, M.S. (1982). Cytogenetics of South American *Akodont* Rodents (Cricetidae). VII. Origin of sex chromosome polymorphism in *Akodon azarae*. *Cytologia* 47:183-193.
- Lobato, L., Cantos, G., Araujo, B., Bianchi, N.O. y Merani, S., 1982. Cytogenetics of the South American *Akodont* rodents (Cricetidae). X. *Akodon mollis*: a species with XY females and b chromosomes. *Genetica* 57, 199-205.
- Luna, L.A. (2012). Differentiation of the *Akodon mollis* species group (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in the Andes of Peru. Dissertation for the degree of Doctor of Philosophy (Ecology and Evolutionary Biology) in The University of Michigan.

- Mittermeier R.A., Turner, W.R., Larsen, F.W., Brooks, T.M. y Gascon, C. (2011) Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. Pages 3-22 in Zachos, F.E. y Habel, J.C. (eds.), *Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas*. Heidelberg: Springer-Verlag Berlin.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A. y Kents, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Myers, P. (1989). A Preliminary revision of the various group of *Akodon*. *Advances in Neotropical Mammalogy* 1989:5-54.
- Myers, P. y Patton, J.L. (1989a). A new species of *Akodon* from the cloud forests of eastern Cochabamba Department, Bolivia (Rodentia: Sigmodontinae). *Occas. Papers Mus. Zool., Univ. Michigan* 720:1– 28.
- Myers, P. y Patton, J.L. (1989b). *Akodon* of Peru and Bolivia - Revision of the *fumeus* group (Rodentia: Sigmodontinae). *Occas. Papers Mus. Zool., Univ. Michigan* 721:1– 35.
- Myers, P., Patton, J.L. y Smith, M.F. (1990). A review of the *boliviensis* group of *Akodon* (Rodentia: Sigmodontinae), with emphasis on Peru and Bolivia. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan* 177:iv + 1– 104.
- Montes, M.A. (2007). Uma abordagem molecular na análise da filogenia e da filogeografia dos roedores *Akodontinos* do neotrópico. Tese de Pós-graduação em Genética e Biologia Molecular da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Musser, G.G., Carleton, M.D., Brothers, E. y Gardner, A.L. (1998). Systematic studies of Oryzomyine Rodents (Muridae, Sigmodontinae): diagnoses and distributions of species formerly assigned to *Oryzomys "capito"*. *Bulletin of The American Museum of Natural History*, vol. 236, 376 p.

- Nagy, A., Gertsenstein, M., Vintersten, K. y Behringer, R. (2008). Karyotyping mouse cells. *Cold Spring Harbor Protocols*, 2008(5), pdb-prot4706.
- Pacheco, V. y Patterson, B.D. (1992). Systematics and biogeographic analyses of four species of *Stumira* (Chiroptera: Phyllostomidae), with emphasis on Peruvian forms. *Memorias del Museo de Historia Natural*, UNMSM, 21: 57-81.
- Pardiñas, U.F.J., D'Elia, G. y Ortiz, P.E. (2002). Sigmodontinos fósiles (Rodentia: Muroidea, Sigmodontinae) de América del Sur: estado actual de su conocimiento y prospectiva. *Mastozool. Neotrop.* 9:209– 52.
- Pardiñas, U.F.J., D'Elia, G., Cirignoli, S. y Suárez P. (2005) A new species of *Akodon* (Rodentia, Cricetidae) from the Northern Campos grasslands of Argentina. *Journal of Mammalogy*, 86, 462–474.
- Pardiñas, U.F.J., Teta, P., Alvarado-Serrano, D., Geise, L., Jayat, P.J., Ortiz, P.E., Gonçalves, P.R., y D'Elia G. (2015). Genus *Akodon* Meyen, 1833. En Patton, J.L., Pardiñas, U.F.J., y D'Elia, G., editors. *Mammals of South America, Volume 2. Rodents*. Chicago Press, Chicago.
- Patterson, B.D., Pacheco, V. y Ashley, M.V. (1992). On the origins of the Western slope region of endemism: Systematics of fig-eating bats, genus *Artibeus*. *Memorias del Museo de Historia Natural*, UNMSM, 21: 189-205.
- Patterson, B.D., Solari, S. y Velazco, P.M. (2012). The role of the Andes in the diversification and biogeography of Neotropical mammals, pp. 351–378. En *Bones, clones, and biomes: the history and geography of recent Neotropical mammals* (Patterson, B.D. y Costa, L.P., eds.). University of Chicago Press, Chicago.

- Patton, J.L., (1986). Patrones de distribución y especiación de fauna de mamíferos de los bosques nublados andinos del Peru. *Na. Mus. Hist. Nat. Valparaíso* 17, 87-94.
- Patton, J., Myers, L.P. y Smith, M.F. (1990). Vicariant versus gradient models of diversification: the small mammal fauna of eastern Andean slopes of Peru. In: Peters, G. y Hutterer, R. (Eds.), *Vertebrates in the Tropics*, 355-372. Museum Alexander Koenig, Bonn.
- Patton, J.L. (2005). Mammalian Diversification: From Chromosomes to Phylogeography (A Celebration of the Career of James L. Patton). University of California, Berkeley.
- Patton, J.L. y Smith, M.F. (1992). Evolution and systematics of the *Akodontine* rodents (Muridae: Sigmodontinae) of Peru, with emphasis on the genus *Akodon*. *Memorias del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, 21:83-104.
- Prado, J. y Percequillo, A. (2011). Ontogenetic and Sexual Variation in cranial characters of *Aegialomys xantheolus* (Thomas, 1894) (Cricetidae: Sigmodontinae) from Ecuador and Peru. *Papeís Avulsos de Zoologia* 51: 155 -177.
- Reig, O.A. (1981). A refreshed unorthodox view of paleobiogeography of South American mammals (review of G. G. Simpson, 1980. *Splendid isolation: The curious history of South American mammals*. New Haven, CT: Yale University Press). *Evolution* 35:1032– 35.
- Rieger, T.T., Langguth, A., Wiener, T.A. (1995). Allozymic characterization and evolutionary relationships in the Brazilian *Akodon* cursor species group (Rodentia, Cricetidae). *Biochem. Genet.* 33, 283-295.

- Romanenko, S.A. y Volobouev, V. (2012). Non-Sciuromorph rodent karyotypes in evolution. *Cytogenetic and genome research*, 137(2-4), 233-245.
- Ronquist, F. y Huelsenbeck, J.P. (2003). *Mrbayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models*. Bioinformatics. N°19, p.1572-1574.
- Ronquist, F., Teslenko, M., Mark, P., Ayres. D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A., Huelsenbeck, J.P. (2012) MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space, *Systematic Biology*, Volume 61, Issue 3, Pages 539–542
- Silva, M.J., Patton, J.L. y Yonenaga-Yassuda, Y. (2006). Phylogenetic relationships and karyotype evolution in the sigmodontine rodent *Akodon* ($2n = 10$ and $2n = 16$) from Brazil. *Genetics and Molecular Biology*, 29, 3, 469-474 (2006).
- Smith, M.F. y Patton, J.L. (1991). Variation in mitochondrial cytochrome-*b* sequence in natural populations of South American akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae). *Mol. Biol. Evol.* 8:85– 103.
- Smith, M.F. y Patton, J.L. (1993). The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the *Akodontine* tribe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50(3), 149-177.
- Smith, M.F. y Patton, J.L. (2007). Molecular phylogenetics and diversification of South American grass mice, genus *Akodon*. The quintessential naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson. University of California Publications in Zoology, 134, 827-858.
- Sousa-Santos, C., Robalo, J. I., Francisco, S. M., Carrapato, C., Cardoso, A. C., Doadrio, I. (2014). Metapopulations in temporary streams - The role of drought-flood cycles in promoting high genetic diversity in a critically endangered freshwater fish and

its consequences for the future. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 80: 281-296.

Stamatakis (2014). *RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies*. *Bioinformatics*, vol 30, n°9, p. 1312-1313. Doi: 10.1093/bioinformatics/btu033.

Steppan, S. J., Adkins R.M. y Anderson J. (2004). Phylogeny and divergence- date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Syst. Biol.* 53:533– 53.

Thomas, O. (1916) The grouping of the South- American Muridae commonly referred to *Akodon*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 8, 18:336– 40.

Urioste, C.J. (2008). Caracterización cromosómica e inmunolocalización de proteínas relacionadas con la estructura de la cromatina en una población del complejo *Ctenomys pearsoni*. Tesis de Grado en Bioquímica. Sección Genética Evolutiva. Facultad de Ciencias, Universidad de la República.

Ventura, K. (2009). Estudos de Citogenética e de Filogenia Molecular em roedores da Tribu Akodontini. Pp. 156. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da Universidade de Sao Paulo. Departamento de Genética e Biología Evolutiva.

Vitullo, A.D., Merani, M.S., Reig, O.A., Kajon, A.E., Scaglia, O., Espinosa, M.B. y Perez-Zapata, A. (1986). Cytogenetics of South American *Akodont* rodents (Cricetidae): new karyotypes and chromosomal banding patterns of Argentinean and Uruguayan forms. *J. Mammalogy* 67, 69-80.

Voss, R.S. (1988) Systematics and ecology of ichthyomine rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation *Bulletin of the American Museum of Natural History* 188:259-493.

- Voss, R.S. (1991). An introduction to the Neotropical muroid rodent genus *Zygodontomys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 210:1–113.
- Voss, R.S. (2003). A new species of *Thomasomys* (Rodentia: Muridae) from eastern Ecuador, with remarks on mammalian diversity and biogeography in the Cordillera Oriental. *Am. Mus. Novit.* 3421:1– 47.
- Voss, R.S., y Emmons, L.H. (1996). Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 230:1– 115.
- Weksler, M., Percequillo, A. y Voss, R. (2006). Ten New Genera of Oryzomyine Rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *American Museum Novitates*, vol. 3537, p. 1-29.
- Wilcox, T.P., Zwickl, D.J., Heath, T.A., Hillis, D.M. (2002). Phylogenetic relationships of the dwarf Boas and a comparison of Bayesian and bootstrap measures of phylogenetic support. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 361–371. doi: 10.1016/S1055-7903(02)00244-0.
- Wilson, D. E. y Reeder, D.M. (2005). Mammal species of the world. A Taxonomic and Geographic Reference (3rd ed), Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2,142 pp.
- Yonenaga, Y. (1972). Chromosomal polymorphism in the rodent *Akodon arviculoides* ssp. (2N = 14) resulting from two pericentric inversions. *Cytogenetics* 11:488– 99.
- Yonenaga- Yassuda, Y. (1979). New karyotypes and somatic and germ- cell banding in *Akodon arviculoides* (Rodentia, Cricetidae). *Cytogenet. Cell Genet.* 23:241– 49.
- Yonenaga- Yassuda, Y., Pessoa, V., Kasahara, S. y Almeida, E.J.C. (1976). Cytogenetic studies on Brazilian rodents. *Ciênc. Cult.* 28:202– 11.

ANEXOS

Apéndice I

La siguiente lista incluye todos los especímenes y localidades usados para las comparaciones morfológicas y análisis morfométrico en este estudio. Las abreviaturas se detallan en materiales y métodos.

Akodon mollis sensu stricto

PERÚ: CAJAMARCA: [1] 3.81 km NE de Montesecco (6° 50' 37.428" S, 79° 4' 52.514" W. MUSM 46737), [3] Alcaparrosa, T 25 (6° 48' 41.004" S, 78° 52' 13.872" W. MUSM 25689, 25690, 25691), [1] Bancuyoc, T 18 (6° 49' 26.076" S, 78° 54' 6.588" W. MUSM 25693), [1] Bramadero, T 17 (6° 49' 51.996" S, 78° 52' 41.484" W. MUSM 25688), [2] Caserío San José, cerro anticlinal (7° 36' 50.544" S, 78° 12' 57.996" W. MUSM 36715, 36713), [1] CCPP Michiquillay (7° 2' 23" S, 78° 20' 19.329" W. MUSM 37980), [1] CCPP Michiquillay, Cerro Cochorco (7° 1' 43.76" S, 78° 19' 3.917" W. MUSM 37981), [2] CCPP Palpata (7° 3' 34.791" S, 78° 19' 50.102" W. MUSM 37985, 37986), [1] CCPP Pedregal (7° 1' 8.237" S, 78° 21' 32.819" W. MUSM 37988), [1] Cerca CCPP El Punre, Antena de telecomunicaciones (7° 1' 51.035" S, 78° 17' 59.635" W. MUSM 37994), [1] Cerca CCPP La Masma (7° 9' 37.742" S, 78° 14' 26.527" W. MUSM 37996), [2] Cerro Paja Blanca (6° 21' 37.656" S, 79° 7' 15.78" W. MUSM 39694, 39686), [1] El Punre (6° 59' 41.352" S, 78° 16' 45.376" W. MUSM 39363), [1] Laguna Milpo (6° 58' 36.408" S, 78° 18' 28.872" W. MUSM 34936), [1] Mina La Cima Gold Fields (6° 45' 24.3" S, 78° 38' 24.252" W. MUSM 34706), [4] Monte Ribereño (6° 21' 20.52" S, 79° 7' 38.82" W. MUSM 39454, 39456, 39459, 39460), [1] Moyán Bajo (7° 36' 45.864" S, 78° 11' 21.516" W. MUSM 36721), [1] Pampachancas (7° 37' 23.628" S, 78° 12' 26.784" W. MUSM 36722), [9] Parque Nacional Cutervo, 100 m over Tragadero (6° 14'

59.899" S, 78° 45' 59.501" W. 46627, 46629, 46630, 46632, 46635, 46638, 46643, 46645, 46647), [1] Peña Brava (6° 21' 16.812" S, 79° 8' 24.072" W. MUSM 39711), [3] Quebrada Honda (6° 20' 58.956" S, 79° 7' 29.712" W. MUSM 39478, 39483, 39484), [1] Quebrada Pencayoc (6° 54' 54.708" S, 78° 23' 35.148" W. MUSM 38477); LAMBAYEQUE: [18] Lagunas - Humedales adyacentes al mar (7° 3' 44.28" S, 79° 44' 0.528" W. Código de Colector AEM 2104, 2108, 2116, 2126, 2160, 2162, 2191, 2206, 2215, 2222, 2245, 2264, 2266, 2268, 2269, 2284, 2286, 2301), [1] Puycate (6° 15' 42.804" S, 79° 23' 49.488" W. MUSM 21747), [1] Uyurpampa (6° 13' 11.892" S, 79° 21' 44.496" W. 21752).

Akodon sp. "Chinguela"

PERÚ: CAJAMARCA: [1] Cerro La Viuda, Tabaconas - Namballe National Sanctuary (5° 17' 26.858" S, 79° 20' 13.06" W. MUSM 46621), [2] Piedra Cueva in Cerro Coyona, Tabaconas - Namballe National Sanctuary (5° 16' 47.273" S, 79° 16' 26.393" W. MUSM 46626, 46623); PIURA: [6] Cerro Chinguela (5° 7' 29.82" S, 79° 23' 24.216" W. MUSM 23666, 23673, 23677, 23678, 23663, 23670), [14] Minera Majaz, Campamento Nueva York (4° 53' 44.7" S, 79° 22' 7.824" W. MUSM 23690, 23696, 23388, 23688, 23698, 23502, 23504, 23686, 23687, 23695, 23699, 23396, 23397, 23399), [1] Quebrada El Gallo, Campamento Bomba Quemada 2 (4° 53' 37.356" S, 79° 21' 17.352" W. MUSM 23700), [1] Quebrada El Gallo, Campamento Quebrada El Gallo (4° 53' 37.356" S, 79° 21' 17.352" W. MUSM 23400).

Akodon orophilus

PERÚ: AMAZONAS: [2] Beirut (5° 49' 8.982" S, 77° 49' 43.945" W. MUSM 36965, 36966), [1] Copal (5° 47' 17.119" S, 77° 49' 50.24" W. MUSM 46986), [8] Huiquilla (S, 77° 59' 0.419" W. MUSM 46949, 46970, 46971, 6° 23' 3.979" S, 77° 59' 18.121" W. MUSM 46927, 46928, 46959, 46960, 46963), [2] Leimebamba (6° 44' 36.572" S, 77° 47' 50.554" W. MUSM 36983, 36984), [3] Milpuj. Borde derecho del Rio Utcubamba (6° 25' 39.943" S, 77° 52' 38.395" W.

MUSM 46979, 46981, 46985), [1] Peroles (5° 39' 55.403" S, 77° 54' 30.065" W. MUSM 36907), [6] San Antonio (6° 23' 59.76" S, 77° 48' 44.151" W. MUSM 37008, 37015, 37017, 37018, 37021, 37024), [3] Yerbabuena (5° 47' 36.492" S, 77° 48' 21.475" W. MUSM 46987, 5° 47' 43.924" S, 77° 47' 12.526" W. MUSM 36903, 36904); SAN MARTÍN: [3] Albazo (6° 42' 50.964" S, 77° 40' 38.042" W. MUSM 43614, 43616, 43621), [1] Lajas Bambas (6° 44' 54.407" S, 77° 38' 23.115" W. MUSM 43625), [5] Laurel (6° 41' 13.09" S, 77° 41' 47.333" W. MUSM 24390, 24391, 6° 44' 58.805" S, 77° 38' 22.065" W. MUSM 43626, 43631, 43632), [4] P.N. Río Abiseo, Hacia el Mirador (7° 40' 53.004" S, 77° 28' 59.988" W. MUSM 7520, 7522, 7523, 7829), [1] P.N. Río Abiseo, La Empedrada (7° 40' 53.004" S, 77° 28' 59.988" W. MUSM 7533), [12] P.N. Río Abiseo, La Playa (7° 38' 41.496" S, 77° 28' 52.608" W. MUSM 7543, 7547, 7551, 7555, 7558, 7559, 7576, 7591, 7593, 7594, 7596, 7603), [12] P.N. Río Abiseo, Los Chochos (7° 38' 41.496" S, 77° 28' 52.608" W. MUSM 7633, 7642, 7649, 7667, 7668, 7670, 7673, 7679, 7680, 7681, 7682, 7684), [11] P.N. Río Abiseo, Pampa de Cuy (7° 39' 0" S, 77° 29' 60" W. MUSM 7685, 7691, 7697, 7702, 7768, 7773, 7780, 7782, 7785, 7788, 7805), [9] P.N. Río Abiseo, Puerta de Monte (7° 39' 28.008" S, 77° 28' 9.984" W. MUSM 7810, 7811, 7819, 7832, 7834, 7838, 7840, 7841, 7844), [2] P.N. Río Abiseo, Río Montecristo (7° 38' 33.62" S, 77° 38' 33.62" W. MUSM 7847, 7848).

Apéndice II

Lista de especímenes incluidos en los análisis moleculares. Se adjuntan los números de acceso para las secuencias de especímenes descargados del catálogo del Genbank, así como los números de catálogo asignados en el museo. Las secuencias que aparecen en negrita fueron producidas en este estudio. Los números que aparecen en paréntesis indican las localidades usadas en el mapa y los números que aparecen en corchetes indican la cantidad de especímenes empleados.

Especie	N° Catalogo	N° colector	N° Genbank	País	Provincia
<i>Akodon aerosus</i>	FMNH 174951	-	KC841346	Perú	Paucartambo, Consuelo
<i>Akodon aerosus</i>	MVZ 172870	-	M35707	Perú	Junín, 10 km WSW San Ramón
<i>Akodon affinis</i>	JLP 16684	-	AY196164	Colombia	Risaralde: Municipio Pereira
<i>Akodon albiventer</i>	NK 96027	-	AY341041	Chile	Tarapacá, Colchane, Suricayo
<i>Akodon albiventer</i>	NK 96060	-	AY341042	Chile	Tarapacá, Colchane, Suricayo
<i>Akodon azarae</i>	GD 327	-	AY702964	Uruguay	San José: Kiyu
<i>Akodon baliolus</i>	MSB 68549	-	KC841366	Bolivia	La Paz, Serranía Bella Vista
<i>Akodon baliolus</i>	MSB 70449	-	KC841368	Bolivia	Cochabamba, Tablas Monte
<i>Akodon baliolus</i>	MVZ 172818	-	M35704	Perú	Puno: 4 km NNE Ollachea
<i>Akodon boliviensis</i>	MSB 68571	-	KC841367	Bolivia	Tarija, 4.5 km E of Iscayachi
<i>Akodon budini</i>	LHE 1260	-	AY605060	Bolivia	Chuquisaca, Rinconada de Bufete
<i>Akodon caenosus</i>	MACN 23508	-	GU189326	Argentina	Salta, km 59 de Ruta Provincial 7
<i>Akodon surdus</i>	MUSM 11918	SS 917	-	Perú	Cuzco, Paucartambo, San Pedro ,
<i>Akodon cursor</i>	FMNH 141724	-	KC841340	Brasil	São Paulo, Ilha do Cardoso
<i>Akodon dayi</i>	NK14376	-	EU260477	Bolivia	Pando, Remanso
<i>Akodon dolores</i>	OMNH 35929	-	EU260476	Argentina	Santiago del Estero, Guasayán

Especie	Nº Catalogo	Nº colector	Nº Genbank	País	Provincia
<i>Akodon fumeus</i>	LHE 1262	-	AY605061	Bolivia	Chuquisaca, Rinconada de Bufete
<i>Akodon glaucinus</i>	OMNH 23671	-	EU260484	Argentina	Catamarca, Choya, Andalgala
<i>Akodon iniscatus</i>	FMNH 129845	-	KC841337	Chile	Aisen, 1 km Coyhaique Alto
<i>Akodon josemariarguedasi</i>	FMNH 129212	-	KC841334	Perú	Ancash, Huari, Rio Mosna
<i>Akodon josemariarguedasi</i>	MVZ 173057	-	M35699	Perú	Junin: 16 km NNE Palca
<i>Akodon juninensis</i>	MVZ 173038	-	M35698	Perú	Junín, 22 km N La Oroya
<i>Akodon kofordi</i>	MVZ 171665	-	M35697	Perú	Puno, Agualani, 9 km N Limbani
<i>Akodon kotosh</i>	MUSM 18951	MVC 118	-	Perú	Huánuco: San Pedro de Carpish,
<i>Akodon kotosh</i>	MUSM 18958	MVC 118	-	Perú	Huánuco: San Pedro de Carpish,
<i>Akodon lindberghi</i>	MN 48026	-	AF184057	Brasil	Minas Gerais
<i>Akodon lutescens</i>	MVZ 173248	-	KY753936	Perú	Puno, 12 km S Santa Rosa
<i>Akodon mimus</i>	MVZ 171752	-	M35710	Perú	Puno, 14 km W Yanahuaya
<i>Akodon mollis</i>	-	AEM2120	-	Perú	Lambayeque: Lagunas
<i>Akodon mollis</i>	-	AEM2212	-	Perú	Lambayeque: Lagunas
<i>Akodon mollis</i>	-	AEM2337	-	Perú	La Libertad: Bosque Cachil,
<i>Akodon mollis</i>	-	AEM2374	-	Perú	La Libertad: Bosque Cachil,
<i>Akodon mollis</i>	-	AEM2421	-	Perú	La Libertad: Bosque Cachil,
<i>Akodon mollis</i>	-	MMV385	-	Perú	Cajamarca: El Progreso
<i>Akodon mollis</i>	MUSM 24793	AVG 1066	-	Perú	La Libertad: quebrada Cashanga
<i>Akodon mollis</i>	MUSM 24798	VPT 3532	-	Perú	La Libertad: qda Las Vizcachas
<i>Akodon mollis</i>	MUSM 34671	RCO 1265	-	Perú	Lambayeque: Salas, Pumactana
<i>Akodon mollis</i>	MUSM 34675	RCO 1269	-	Perú	Lambayeque: Salas, Pumactana
<i>Akodon mollis</i>	MUSM 34684	RCO 1283	-	Perú	Lambayeque: Salas, Sarismisa
<i>Akodon mollis</i>	MUSM 39460	ESP 533	-	Perú	Cajamarca: Monte Ribereño
<i>Akodon mollis</i>	MUSM 39483	LHL 144	-	Perú	Cajamarca: Quebrada Honda
<i>Akodon mollis</i>	MUSM 39484	LHL 145	-	Perú	Cajamarca: Quebrada Honda

Especie	N° Catalogo	N° colector	N° Genbank	País	Provincia
<i>Akodon mollis</i>	MUSM 40091	VPT 4028	-	Perú	Ancash : Cochaconchucos
<i>Akodon mollis</i>	MUSM 40107	VPT 4055	-	Perú	Ancash : Quebrada Magistral Alta
<i>Akodon mollis</i>	MUSM 46852	VPT 4696	-	Perú	Lambayeque: Cañaris, Geomarca
<i>Akodon mollis</i>	MUSM 47175	DRP 733	-	Perú	Cajamarca: Jaén, Vista Alegre
<i>Akodon mollis</i>	MUSM 47210	DRP 1219	-	Perú	Lambayeque: Palomapampa
<i>Akodon mollis</i>	MUSM 47211	DRP 1225	-	Perú	Lambayeque: Palomapampa
<i>Akodon m. altorum</i>	MSB 70722	-	KC841372	Ecuador	Azuay: Cajas
<i>Akodon m. altorum</i>	MSB 70738	-	KC841373	Ecuador	Chimborazo: Qda. Guapo Chico
<i>Akodon montensis</i>	MN 69920	-	EU251018	Paraguay	Paraguari
<i>Akodon montensis</i>	MN 69925	-	EU251022	Paraguay	Paraguari
<i>Akodon mystax</i>	MN 65565	-	EF101875	Brasil	Rio de Janerio, Arrozal
<i>Akodon orophilus</i>	FMNH 129235	-	KC841335	Perú	Amazonas, Leimebamba
<i>Akodon orophilus</i>	FMNH 129237	-	KC841336	Perú	Amazonas, Leimebamba
<i>Akodon paranaensis</i>	LMT 304	-	EF101884	Brasil	Santa Catarina, Urubici
<i>Akodon philipmyersi</i>	CNP 742	-	AY702966	Argentina	Misiones: Estancia Santa Ine's
<i>Akodon polopi</i>	MACN 23486	-	GU189330	Argentina	Córdoba, Pampa de Achala
<i>Akodon reigi</i>	MNHN 3682	-	AY195865	Uruguay	Lavalleja, Paso Averias
<i>Akodon serrensis</i>	LG VA1	-	AY273908	Brasil	Rio de Janeiro, Vale das Antas
<i>Akodon siberiae</i>	MSB 55209	-	U03548.2	Bolivia	Cochabamba, Comarapa
<i>Akodon simulator</i>	OMNH 30014	-	EU260482	Argentina	Salta, 5 km WSW Pulares
<i>Akodon mollis</i>	MUSM 43339	VPT 2681	-	Perú	Lima: Chorrillos, Pantanos de Villa
<i>Akodon mollis</i>	MUSM 43354	VPT 2692	-	Perú	Lima: Chorrillos, Pantanos de Villa
<i>Akodon mollis</i>	MUSM 43355	VPT 2693	-	Perú	Lima: Pantanos de Villa,
<i>Akodon</i> sp "Chinguela"	MUSM 23666	RCO 648	-	Perú	Piura: Cerro Chinguela
<i>Akodon</i> sp "Chinguela"	MUSM 23676	CT 384	-	Perú	Piura: Cerro Chinguela
<i>Akodon</i> sp "Chinguela"	MUSM 23677	CT 385	-	Perú	Piura: Cerro Chinguela

Especie	N° Catalogo	N° colector	N° Genbank	País	Provincia
<i>Akodon</i> sp "Chinguela"	MUSM 23679	CT 388	-	Perú	Piura: Cerro Chinguela
<i>Akodon</i> sp "Chinguela"	MUSM 23697	CT 342	-	Perú	Piura: Minera Majaz
<i>Akodon</i> sp "Chinguela"	MUSM 23701	CT 363	-	Perú	Piura: Quebrada El Gallo
<i>Akodon</i> sp "Chinguela"	LSUMZ 27007	-	U03546	Perú	Piura: "Machete" on Zapalache
<i>Akodon spegazzinii</i>	CNP 1897	-	HQ236017	Argentina	Mendoza, Laguna Llanquanelo
<i>Akodon subfuscus</i>	MUSM 42065	ESP 1187	-	Perú	Cusco: Livitaca, Ishuni
<i>Akodon subfuscus</i>	MUSM 42065	-	M35695	Perú	Arequipa, 15 km S Callalli
<i>Akodon surdus</i>	MVZ 171679	-	M35703	Perú	Cusco, 72 km NE Paucartambo
<i>Akodon sylvanus</i>	MACN 23490	-	GU189349	Argentina	Jujuy, Finca El Piquete, Río Volcán
<i>Akodon tartareus</i>	NK 23378	-	EU260485	Bolivia	Tarija, Tapehua
<i>Akodon toba</i>	MSB 80493	-	KC841374	Paraguay	Boquerón, Filadelfia Martens
<i>Akodon torques</i>	MUSM 36594	PMV 715	KC 841347	Perú	Cuzco: Echarate, Kinkateni
<i>Akodon torques</i>	FMNH 174966	-	KC841347	Perú	Cusco, La Esperanza
<i>Akodon varius</i>	NK 21740	-	EU260479	Bolivia	Chuquisaca, Río Limón
<i>Microryzomys minutus</i>	MVZ173975	-	AF108698	Perú	Cusco, 3 km E Amaybamba
<i>Necomys lactens</i>	OMNH 34512	-	EU260470	Argentina	Catamarca, Paclín, prov. No. 18
<i>Oecomys bicolor</i>	MVZ 154999	-	AF108699	Perú	Amazonas: Aguaruna, Río Cenepa
<i>Oxymycterus nasutus</i>	-	-	EF661854		Montes et al. (2008)
<i>Thaptomys nigrita</i>	-	-	EF206815	Brasil	Minas Gerais, Monte Verde
<i>Thomasomys daphne</i>	MVZ 171502	-	AF108673	Perú	Puno, 9 km N Limbani
<i>Thomasomys notatus</i>	MVZ 166706	-	AF108676	Perú	Cuzco: Paucartambo
<i>Thomasomys oreas</i>	MVZ 166703	-	AF108677	Perú	Cuzco: Paucartambo